FR. OLTMANNS

MORPHOLOGIE U. BIOLOGIE DER ALGEN

ZWEITE AUFLAGE

I. BAND



JENA, GUSTAV FISCHER




MBL/WHOI
0 0301 0013762 6



MORPHOLOGIE UND BIOLOGIE DER ALGEN

VON

DR. FRIEDRICH OLTMANNS
PROFESSOR DER BOTANIK AN DER UNIVERSITÄT FREIBURG I. BR.

ZWEITE, UMGEARBEITETE AUFLAGE

ERSTER BAND

CHRYSOPHYCEAE — CHLOROPHYCEAE

MIT 287 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1922

Vorwort zur zweiten Auflage.

Während des Krieges war mein Buch über die Algen vergriffen. Der Herr Verleger trat an mich mit der Bitte heran, eine neue Auflage zu bearbeiten. Ich habe dem Folge gegeben. Aus praktischen Gründen schien es mir nützlich, das Buch in 3 Bänden herauszugeben. Der erste Band, der hier vorliegt, enthält die Flagellaten im weitesten Sinne und das, was sich unmittelbar an sie anschließt, wie auch die grünen Algen. Der zweite Band soll Phaeophyceen und Rhodophyceen bringen, der dritte Band wird die allgemeinen Fragen behandeln.

Mit Rücksicht auf das, was in den letzten Jahrzehnten an Erkenntnis über die niedersten Algen und über die farbigen Flagellaten gewonnen wurde, habe ich diese ausführlicher behandelt als in der ersten Auflage. Im übrigen sind die Grundsätze, nach denen gehandelt wurde, im wesentlichen dieselben geblieben. Die meisten Kapitel sind freilich vollkommen umgearbeitet worden.

Begreiflicherweise war es nicht leicht, die Literatur aus den Jahren 1914—1921 zu beschaffen. Immerhin glaube ich nichts Wesentliches unberücksichtigt gelassen zu haben. Wenn es mir möglich war, die neu erschienenen Arbeiten in dem Maße heranzuziehen, wie es geschehen ist, so verdanke ich das der besonderen Liebenswürdigkeit von Fachgenossen im neutralen Auslande, die mir in freundlichster Weise ihre Bibliothek zur Verfügung stellten. Dafür sage ich ihnen auch an dieser Stelle herzlichsten Dank.

Oltmanns.



Inhaltsübersicht.

Die Ziffern IX, X, XI vor Ulotrichales S. 288, Siphonocladiales S. 347 und Siphonales S. 386 des Textes sind irrtümlich eingefügt; es muß heißen c), d), e).

I. Chrysophyceae.

Die Vertreter dieser Gruppe sind im Besitz einer oder mehrerer plattenförmiger Chromatophoren (Fig. 1). Solche besitzen fast niemals Pyrenoide. Ihre goldgelbe Farbe, die sehr augenfällig ist, verdanken sie nach GAIDUKOW dem Phycochrysin, einem wasserlöslichen gelben Farbstoff, der das Chlorophyll verdeckt, im übrigen von Diatomin, Phycophaein usw. verschieden ist. Andere Forscher nennen Chrysochlorophyll, Chrysoxanthophyll usw. Eine Klärung der Farbstofffrage ist bislang nicht geglückt. Sicher ist aber, daß der oder die gelben Farbstoffe nicht immer in der gleichen Menge zugegen sind, sie können fast fehlen und dann erscheinen die Zellen annähernd reingrün (LOHMANN, PASCHER u. a.). Auch beim Absterben nehmen sie solche Farbe an.

Als Assimilationsprodukt oder als Reservesubstanz tritt die von KLEBS als Leukosin bezeichnete Masse auf. Bald liegen mehrere stark lichtbrechende weiße Kügelchen desselben im Protoplasma verteilt, bald fließen diese zu einem größeren Körper von gleicher Beschaffenheit am Hinterende der Zellen zusammen (Fig. 2, *1*, *2*). Die mikrochemischen Reaktionen gewähren noch keinen Aufschluß über die Natur des Leukosins. Leider verschwindet dasselbe ungemein leicht in allen Fixierungs- und Lösungsmitteln, mit Jod zeigt es keinerlei Reaktion. Öl und Fett sind neben jenem Körper nicht selten (HANS MEYER u. a.)

Bei allen Chrysophyceen handelt es sich um einzellige Wesen oder um wenigzellige Verbände. Bewegliche Formen spielen die Hauptrolle. Sie alle in der von SENN oder von PASCHER gegebenen systematischen Reihenfolge darzustellen, schien mir in diesem Buche untunlich. Unter einer gewissen Vernachlässigung der sonst so stark betonten Geißelzahl stelle ich hier die Gattungen und Arten zusammen, welche im Zellenbau und in der sonstigen Wachstumsweise Ähnlichkeiten haben. Ob diese Verwandtschaften bedeuten, lasse ich einstweilen dahingestellt. Ich wünsche nur, eine tunlichst klare Übersicht zu geben. Eine solche gründet sich leider nicht auf nennenswerte eigene Untersuchungen. Ich stütze mich auf die Zusammenfassungen von BÜTSCHLI und SENN wie auf die älteren von STEIN. Erforscht haben unsere Gruppe sehr wesentlich KLEBS, dann CIENKOWSKY, SCHERFFEL und PASCHER. Den Beobachtungen des letzteren zumal verdanken wir die Kenntnis einer großen Anzahl von Formen. Freilich ist auch eine gewisse Unruhe in die Sache gekommen durch die vielfachen kleinen und zerstreuten Mitteilungen des letztgenannten Forschers, die zum Teil durch dessen zusammenfassende Bearbeitung behoben, aber nicht beendet wurde. Die Angaben über den Entwicklungsgang unserer Formen beruhen auf Beobachtungen der Pflänzchen im Freien. Sie werden im wesentlichen richtig sein, aber durch die Kultur wurden sie nicht bestätigt. Das ist allerdings heute ein schier unmögliches Verlangen. Um so notwendiger ist es, daß die Angaben, welche bisher nur ein einziger Forscher machte, nachgeprüft werden.

1. Typische Chrysomonadales.

Die einfachsten Vertreter dieser Gruppe stellt die Gattung Chromulina dar. Es sind rundliche, eiförmige, auch gelegentlich zugespitzte Zellen, welche am vorderen, nicht selten etwas abgeflachten oder gar eingebuchteten Ende eine einzige Geißel tragen. Diese besorgt natürlich die Bewegung. Meistens ist ein mantelförmiges Chromatophor gegeben (Fig. 1, *6*, *12*), doch kommen auch Arten mit zwei Farbkörpern vor. Der Kern liegt annähernd in der Zellmitte; vorn, unter der Geißelbasis, finden sich meist zwei pulsierende Vakuolen, doch begnügen sich auch nicht wenige Arten mit einem solchen Organ. Augenflecke werden vielfach, aber nicht immer wahrgenommen.

Die Chromulinen haben keine feste Wand, sie sind nach außen durch den sogenannten Periplasten abgeschlossen. Das ist in vielen Fällen eine mehr oder weniger derbe Hyaloplasma-ähnliche Schicht, in anderen Fällen eine augenfälligere Haut, welche mit Streifen, Warzen usw. auf der Außenseite ausgestattet ist. Solche können als Artmerkmale sehr wohl dienen. Chromulina Pascheri (Hofeneder) mag als Beispiel dienen (Fig. 1, *12*, *13*).

Ochromonas stimmt in allem mit Chromulina überein, hat aber eine längere und eine kürzere Geißel (Fig. 1, *3*, *4*).

Die Chromulinen und Ochromonaden behalten die angegebene Form keineswegs immer bei, zeigen vielmehr Neigung zu metabolischen und amöboiden Bewegungen. Die Fähigkeit dazu ist von Art zu Art natürlich verschieden; einige zeigen sie nur in geringem Umfange. Vielfach legt sich (Fig. 1, *4*) die ganze Zelle wie eine Amöbe auf das Substrat und bewegt sich auf diesem, die Geißel bleibt freilich vielfach erhalten und es kann auch die Monadenform wiederhergestellt werden. In anderen Fällen wird das Vorderende weit vorgestreckt und in seinen Umrissen verändert, in wieder anderen zeigt das Hinterende unregelmäßige Lappen, Fortsätze usw. Viel weiter gehen andere Formen, für welche Chrysamoeba radians Klebs den Typus abgibt, eine Art, die nach dem Bau ihrer Vakuolen allerdings (Pascher) wohl etwas von den Chromulinen abweicht. Hier bilden sich an dem normalerweise eiförmigen Körper zahlreiche mehr oder weniger zarte Pseudopodien, die nach allen Richtungen hin ausstrahlen (Fig. 1, *5*) und sich auch verzweigen können. Die Geißel persistiert hier ebenfalls ziemlich lange, geht aber doch schließlich verloren.

Alle diese Umrißänderungen stehen mit der Nahrungsaufnahme in engster Beziehung. Gewiß können sich alle mit Chromatophoren versehenen Formen ernähren wie jede Pflanze, viele Chrysomonaden aber nehmen feste Nahrung auf. Sie umfließen mit ihren Fortsätzen Diatomeen, grüne Algen usw., um diese dann zu verdauen.

Die Pseudopodien der amöboiden Zellen sind die gegebenen Fangarme, doch können die festen Körper auch von den wenig veränderten Chromulinazellen aufgenommen werden. Diese treten z. B. bei Chromulina Pascheri (Fig. 1, *12*, *13*) bei der von Scherffel als Chrysamoeba bezeichneten Art der Fig. 1, *8*, *9* usw. am Vorderende, bei Chr. flavicans (Fig. 1, *15*, *16*) wahrscheinlich am Hinterende ein. Doch wird häufig eine Verschiebung der Nahrung von vorn nach hinten in die Wege geleitet und dort findet dann das Ausstoßen unverdauter Massen statt.

Mir scheint, Alexejeff und gleichzeitig Scherffel seien die ersten gewesen, welche auf das Vorhandensein farbloser Chrysomonaden hinwiesen. Sowohl von Chromulina als auch von Ochromonas leiten sich farblose Formen her, welche ganz den Bau dieser Gattungen haben. Sie besitzen vielfach

noch einen Augenfleck, zeigen am Vorderende die pulsierenden Vakuolen und führen auch Leucosin. Nur die Chromatophoren fehlen. Man braucht nur Fig. 1, *9* mit Fig. 1, *10, 11* zu vergleichen. Die farblosen Chromulinen

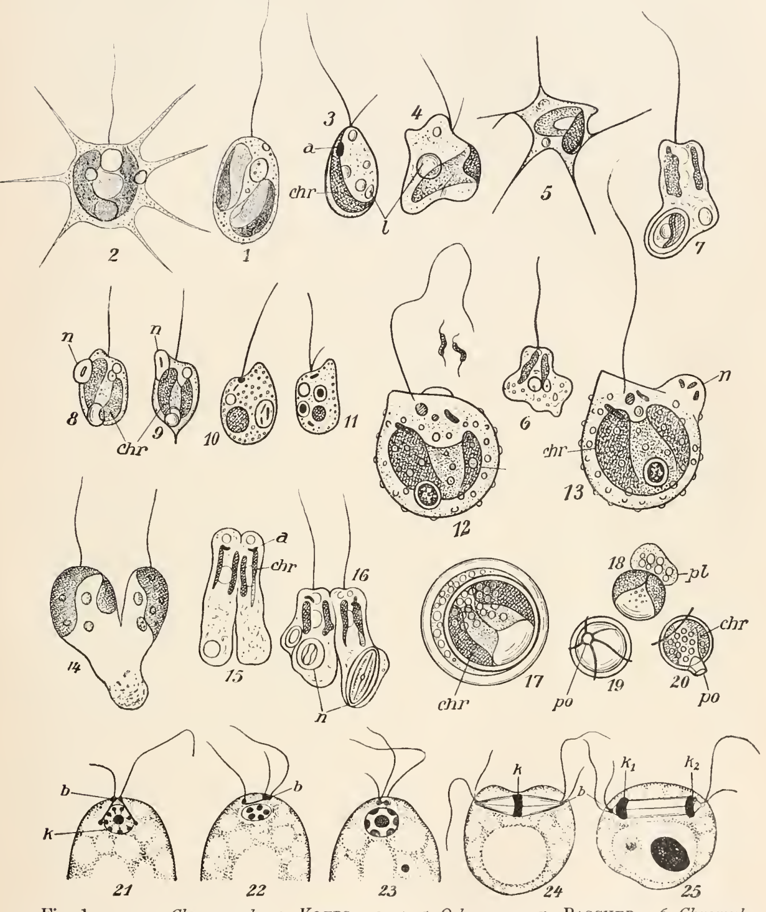


Fig. 1. *1* u. *2* *Chrysamoeba* n. KLEBS. *3, 4, 5* *Ochromonas* n. PASCHER. *6* *Chromulina minor* n. PASCHER. *7* *Chromulina flavicans* n. PASCHER. *8, 9* *Chrysomoeba* n. SCHERFFEL. *10* *Oicomonas ocellata* n. SCHERFFEL. Oicomonas-Typ. *11* Dies., Monas-Typ. *12, 13* *Chr. Pascheri* n. HOFENEDER. *14* *Chr. Woroniniana* n. FISCH. *15, 16* *Chr. flavicans* n. PASCHER. *17—20* Cysten n. SCHERFFEL. *21—25* *Ochromonas*, Teilung n. DOFLEIN. *chr* Chromatophor. *a* Augenfleck, *n* feste Nahrung, *pl* Plasma, *po* Porus, *k* Kern, *b* Basalkorn.

nennt man Oicomonas, die farblosen Ochromonaden Monas. PASCHER möchte sie als Heterochromulina bzw. als Heterochromonas bezeichnen. Das ist nicht unzweckmäßig, zumal wenn sich ergeben sollte, daß in den alten

Gattungen noch Arten zurückbleiben, die nicht auf farbige Formen zurückgehen. Ob freilich PASCHERS Unterscheidung haltbar ist, bleibt zunächst unsicher, denn SCHERFFEL gibt an, daß seine Oicomonas ocellata einen Monas-Typ mit einer langen und einer kurzen, daneben aber einem Oicomonas-Typ mit einer Geißel aufweise. Durch nähere Prüfung wird sich auch wohl für andere Gattungen noch Interessantes ergeben. Schon jetzt nennt SCHERFFEL Anthophysa, PASCHER Dendromonas und Cephalothamnion als farblos gewordene Chrysophyceen. Dimorpha könnte wohl auch dazu gehören. Alle solche Gattungen dürften dann, wie ihre Vorfahren, bald in Monaden-, bald in amöboider Form auftreten. Wir werden später berichten, daß in der Reihe der Volvocales ähnliches wiederkehrt. Polytoma und Polytomella sind seit längerer Zeit schon bekannte Beispiele.

Die Vermehrung erfolgt bei Chromulina Woroniniana, bei anderen Arten dieser Gattung, wie auch bei Ochromonas, endlich bei farblosen Formen im beweglichen Zustande (Fig. 1, *15, 16*). Einschnürungen, welche am Vorder- oder Hinterende beginnen, zerlegen die Zellchen der Länge nach. Hand in Hand damit geht eine Neubildung der Geißeln. Bei Chromulina wird, soweit ich sehe, der einen Hälfte die alte Geißel zugewiesen, die andere bildet eine neue. Bei Ochromonas sitzen nach DOFLEIN die Geißeln einem „Basalkörper" bzw. einem „Basalkorn" auf (Fig. 1, *21 ff.*). Von diesem ziehen zwei Stränge starker färbbarer Masse nach rückwärts in die Umgebung des Kernes. Wenn die Zellteilung beginnt, entschwinden sie der Beobachtung. Das Basalkorn streckt sich etwas der Quere nach und zerfällt dann in zwei gleiche Teile, die sich voneinander entfernen. Die kleinere Geißel folgt dem einen Korn, die größere dem anderen, und nun wird zu jeder Geißel die entsprechende neugebildet. Die Bildung geht wohl vom Basalkorn aus (Fig. 1, *21 ff.*). Der Kern von Ochromonas hat nach DOFLEIN in der Mitte ein Karyosom, nach neuerer Ausdrucksweise einen Nucleolus von erheblichem Umfang, das Chromatin liegt in der Peripherie. Der zentrale Körper wird unter Quellung für die Kernspindel verwendet, an welcher sich dann die Chromosomen, die aus den peripheren Teilen stammen, in der üblichen Weise anordnen und bewegen (Fig. 1, *23—25*). In der Mitte der Spindel wird oft ein stärker färbbarer Faden sichtbar. Die Dinge erinnern etwas an die Vorgänge bei den zentrischen Diatomeen, wie auch an das, was über gewisse Konjugatenkerne noch zu berichten sein wird. Genaueres kann wohl erst gesagt werden, wenn die ausführliche Arbeit von DOFLEIN vorliegt — s. auch ALEXEJEFF.

Die Chromatophoren, wo sie vorhanden, zeigen nichts, was von später ausführlicher zu besprechenden Gattungen abweichen möchte. Wo ein solcher Körper gegeben ist, wird er vor der Teilung gespalten, wo zwei und mehr auftreten, erhält jede Tochterzelle einen bzw. die Hälfte und es findet dann in dieser die Zerschnürung statt, welche die normale Zahl wieder herstellt.

Eine Gruppe von Chromulinen (auch wohl Ochromonaden) teilen sich nicht in der Bewegung, sondern in der Ruhe, z. B. gilt das für Chromulina ovalis. Die Zellen umgeben sich nach Abwerfen der Geißel mit Gallerte und teilen sich der Länge nach. Die Teilungen können sich mehrfach wiederholen (Fig. 2), ja es können ganze palmelloide Haufen entstehen. Schließlich aber verlassen die Zellen wieder die Gallerte und beginnen unter Neubildung der Geißel von neuem die Bewegung. Das erinnert an Chlamydomonaden, ja an Tetraspora usw.

Alle oder doch die meisten Vertreter unserer Gruppe sind imstande, unter gewissen — wohl ungünstigen — Bedingungen Dauerstadien zu bilden. SCHERFFEL studierte diese Cysten besonders eingehend. Solche entstehen

immer im Innern der Mutterzellen. Zuerst wird die stark lichtbrechende Haut der Cyste sichtbar, sie liegt in einer (Fig. 1, *17*) gewissen Entfernung von der äußeren Umgrenzung der Mutterzelle und umschließt zunächst die Chromatophoren und den Kern, während aus einer ziemlich weiten Öffnung, die in der Cystenhaut ausgespart ist, noch farbloses, mit Vakuolen durchsetztes Plasma herausragt (Fig. 1, *18 pl.*). Dieses „extracystäre" Plasma wandert später durch die Öffnung nach innen hinein und dann wird diese durch einen besonderen Verschluß gedichtet (Fig. 1, *20*). Bei den farblosen Vertretern der hier behandelten Abteilung verläuft der Vorgang genau so. Die Öffnung mit dem Verschluß bildet den Porus (*po*). Dieser dient wohl dem Austritt der Schwärmer bei der Keimung. Er ist im einzelnen etwas verschieden gestaltet, öfter bildet sich ein mehr weniger langer Hals, an und um diesen sind noch Skulpturen usw. sichtbar. Darüber erzählt Scherffel. Eins aber ist allgemein: Der Porus ist eine Öffnung, welche durch einen Stopfen spundenartig verschlossen ist (Fig. 1, *19*, *20* auf S. 3 gibt das besonders deutlich wieder). Das Spund fliegt bei der Öffnung heraus. Die Haut der Cysten, das sei noch bemerkt, ist immer verkieselt. Im fertigen Zustand liegen im Innern erhebliche Leukosinmassen, daneben vielleicht Fetttröpfchen usw. Die Systematiker sehen die Form der Cysten als besonders charakteristisch für alle Chrysophyceen an.

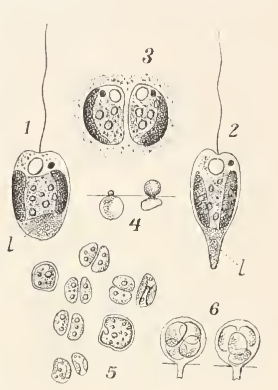


Fig. 2. *1—3 Chromulina ovalis* n. Klebs. *4—6 Chrom. Rosanoffii* n. Woronin. *l* Leukosin.

Ein besonderes Interesse hat schon lange die Chromulina Woroniniana erweckt (Fisch.). Sie hat eine ganz besondere Lebensweise. Die beweglichen Zellen kommen nach relativ kurzer Zeit nahe an die Wasseroberfläche und wachsen bei völlig ruhigem Wasser gleichsam durch diese hindurch, indem zuerst ein kleiner Knopf (Fig. 2, *4*) hervortritt, welcher sich dann in dem Maße vergrößert, als der unten befindliche Rest der Zelle eingezogen wird. Schließlich liegen zahlreiche Zellen der Chromulina wie ein Staub auf dem Wasser, sie werden durch ausgeschiedene Gallertmassen verbunden und vermögen auch hier in der Ruhe noch sich zu teilen. Die fraglichen Zellen sind nicht ohne weiteres benetzbar, geschieht das aber doch schließlich durch Bewegung des Wassers, durch Regen usw., so schlüpft ihr Inhalt als begeißelte Zelle aus der Hülle aus.

Herabsetzung der Temperatur läßt die Chromulinazellen die tieferen Regionen der Tümpel, der Kulturschalen usw. aufsuchen, sie verbergen sich häufig in leeren Zellen, besonders gern in denen von Sphagnum, in welche sie durch die Öffnungen einschlüpfen; lebende Zellen befallen sie nicht. Jetzt entwickeln sich Dauerzellen (Akineten), indem der wesentliche Teil der beweglichen Zelle von einer derben Membran umgeben wird, während ein Rest farblosen Plasmas außerhalb derselben verbleibt. Aus den Dauerzellen gehen bei wärmerem Wetter wiederum Schwärmer hervor. (Vgl. auch Chr. nebulosa u. a. bei Cienkowski und Iwanoff.)

Die von Woronin entdeckte Chromulina (Chromophyton) Rosanoffii (Wor.) Bütschli, lebt der Chr. Woroniniana völlig ähnlich, nur sind es hier die Dauerzellen, welche auf der Wasseroberfläche entstehen. Man erkennt das leicht an dem diesen Organen eigenen Anhängsel (Fig. 2, *6*) und an der Bildung mehrerer Schwärmer aus ihnen (Fig. 2, *6*). Umgekehrt finden sich dann bei Chr. Rosanoffii

unbewegliche Zellen (Fig. 2, *5*), die sich mehrfach palmelloid teilen, in den Zellen von Moosen usw., um dort zu überwintern und später wieder auszuschlüpfen. — Die eigenartige Differenz zwischen beiden Arten bedarf wohl noch der Aufklärung.

Bemerkt sei noch, daß die auf dem Wasser schwimmenden Chromulinazellen einen eigenartigen Goldglanz aufweisen. Derselbe erklärt sich nach Molisch in ähnlicher Weise aus Reflexen in der Zelle wie das Leuchten von Schistostega.

Eine etwas abweichende Form ist Paschers Chrysapsis, sie hat ein Netzchromatophor am Hinterende, das nicht ganz scharf umschrieben sein soll.

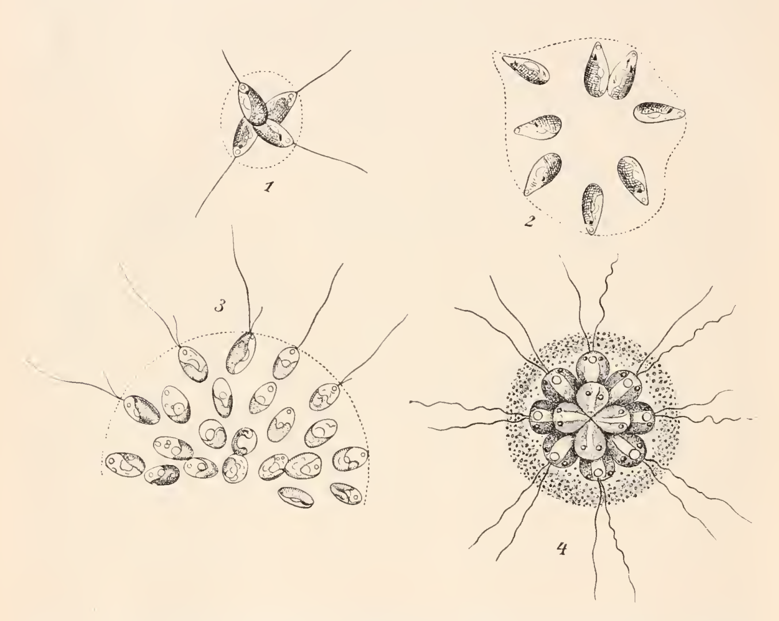


Fig. 3. *1, 2 Chromulina Hokeana* n. Pascher. *3 Uroglenopsis americana* n. Pascher. *4 Syncrypta Volvox* n. Stein.

Die folgenden Formen leiten sich unschwer von den typischen Chrysomonadales her, ja man kann sie wohl noch zu diesen zählen.

Paschers Chromulina Hokeana (Fig. 3, *1, 2*) teilt sich in der Bewegung, die Tochterzellen bleiben durch eine leichte Gallerthülle verbunden, so daß Kolonien von höchstens acht Zellchen entstehen; doch lösen sich diese sehr bald wieder aus dem Verbande. Ochromonas sociata ist ganz ähnlich. Chromulina nebulosa (Cienkowski, Iwanoff) verkettet ihre Zellen durch eine leichtflüssige Gallerte, ohne daß diese dabei die Beweglichkeit einbüßten. Isolierte Exemplare kommen daneben vor. Auch hier erfolgt die Vermehrung in der Bewegung. Im wesentlichen gleich ist Lauterborns Chromulina mucicola. Das Ganze bildet mehrere Zentimeter lange Gallertlager an untergetauchten Wasserpflanzen. Sie flottieren frei im Wasser.

Chromulina Hokeana erinnert in mancher Beziehung an Uroglena und Uroglenopsis (Fig. 3, *3*). Das sind Gallertkugeln, in welche zahlreiche Ochromonaszellen in gleichen Abständen eingebettet wurden. Syncrypta Volvax (Fig. 3, *4*) ist ganz ähnlich, doch wird die Kugel aus Zellen aufgebaut, welche zwei gleichlange Geißeln haben, im Bau freilich durchaus mit allen anderen übereinstimmen. Für Uroglena gibt PETERSEN an, die kürzere Geißel sei glatt, die längere dagegen gefiedert, d. h. mit sekundären Härchen besetzt.

Tetraspora-ähnliche Formen.

Chromulina nebulosa, mucicola, Ochromonas sociata u. a. liefern den Übergang zu einigen Gattungen, deren Zellen in Gallerte eingebettet den größten Teil ihres Lebens bewegungslos verbringen.

PASCHERS Chrysocapsa bildet Gallertklumpen, in welche unbewegliche Zellen vom üblichen Bau der Chrysomonaden eingelagert sind. Diese vermehren sich durch Längsteilung. ohne dabei die Bewegung zu erlangen. Sie können aber auch als Schwärmer die Kolonie verlassen. Für eine Art dieser Gattung werden zwei Geißeln angegeben, eine andere soll nur eine Cilie haben.

Erheblich weiter entwickelt ist Hydrurus, jene altbekannte, mit Spitzenwachstum begabte Form, die solange als Alge figurierte.

Hydrurus, zuerst von ROSTAFINSKI, dann von LAGERHEIM, BERTHOLD u. a. untersncht, bildet in rasch fließenden Gewässern jene eigenartigen „Schwänzchen", wie sie Fig. 4, *1* wiedergibt. Der Organismus ist an kaltes Wasser gewöhnt, deshalb tritt er in wärmeren Gegenden nur im Winter und ersten Frühling auf, in kälteren oder hoch gelegenen Regionen aber auch im Sommer — häufig ist er an Schneeschmelzwasser gebunden.

Der „Thallus" wird durch zahlreiche gelbe Zellen gebildet, welche in eine oft fast knorpelige, kompakte Gallertmasse eingebettet liegen (Fig. 4, *6*). Die Gallerte läßt bisweilen, besonders in der Mitte, eine längsfädige Struktur erkennen. Die Zellen liegen an der Peripherie dicht, in der Mitte des Ganzen loser beisammen. Sie sind von keiner besonderen Zellwand umgeben und so orientiert, daß das gelbe Hinterende nach aufwärts gekehrt ist (Fig. 4). Im hellen, abwärts gerichteten Vorderende liegen außer den kontraktilen Vakuolen Körner, welche mit Leukosin nicht sicher zu identifizieren sind.

Die „Sprosse", besser wohl die Kolonien, endigen mit einer einzigen Zelle, die einer Scheitelzelle analog fungiert. In ihr vollziehen sich nach echter Flagellaten-Art Längsteilungen (Fig. 4, *4*, *5*); nach Beendigung derselben wird eine der beiden Schwesterzellen abwärts geschoben (Fig. 4, *6*) und trägt zum Aufbau der Kolonie durch weitere Teilungen bei, während die andere Schwester als Scheitelzelle weiter wirkt.

Die Äste entstehen (Fig. 4, *6*) durch seitliches Hervortreten einer Zelle, die zur Scheitelzelle wird und sich dann nach der eben gegebenen Regel weiter teilt. Im allgemeinen wird eine akropetale Folge eingehalten.

Zwecks Vermehrung teilen sich (KLEBS) die Zellen der Kolonie der Länge nach und dann schlüpft jede Hälfte aus der etwas gequollenen Gallerte aus. Anfangs rundlich, werden die Schwärmzellen bald tetraëdrisch (Fig. 4, *8*). Sie besitzen eine Geißel und führen das Chromatophor am spitzen Hinterende. Die Schwärmer setzen sich unter Ausscheidung von Gallerte mit dem cilientragenden Ende fest und entwickeln dann einen Gallertzylinder (Fig. 4, *2*), in welchem die farbige Zelle das Oberende einnimmt. Indem letztere sich der Länge nach teilt (Fig. 4, *4*) und dann eines

der Teilungsprodukte abwärts schiebt (Fig. 4, *3*), beginnt das Wachstum der neuen Kolonie nach dem oben gegebenen Schema.

Schon hier mag darauf hingewiesen sein, daß ähnliche Wachstumsmodalitäten mutatis mutandis bei grünen Flagellaten wiederkehren.

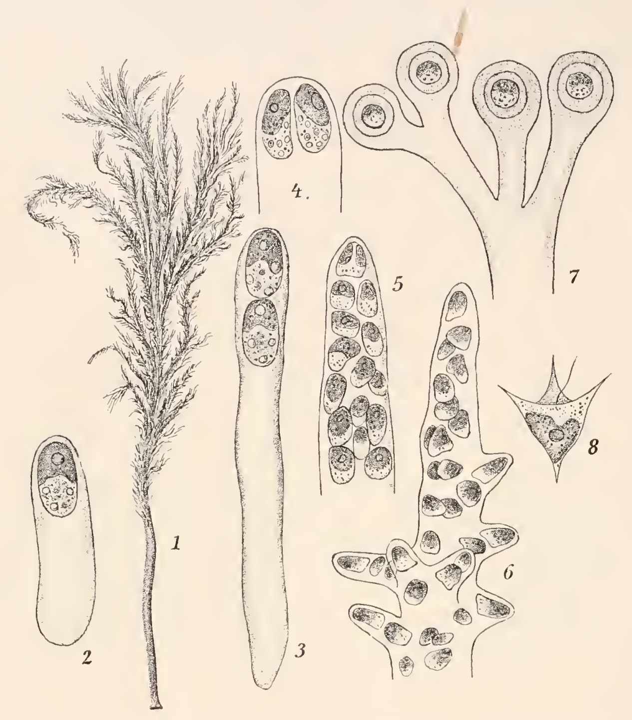


Fig. 4. *Hydrurus.* *1* Ganzes Pflänzchen n. Rostafinski. *2—4* Keimpflanzen n. Klebs. *5* Scheitel einer älteren Pflanze n. Klebs. *6* Verzweigung n. Berthold. *7* Dauerzellen n. Klebs. *8* Schwärmer n. Klebs.

Hydrurus bildet zwecks „Übersommerung" verkieselte Cysten nach dem Muster der oben beschriebenen. Sie werden auf Gallertstielen aus den Ästen herausgehoben (Fig. 4, *7*).

Ziemlich wahrscheinlich ist es, daß aus den Schwärmern auch palmellaartige Zustände hervorgehen können, welche nach Klebs mit Hilfe derber Membranen ungünstige Zeiten überdauern. Diese Stadien repräsentieren vielleicht Hansgirgs neue Gattung Phaeodermatium.

Protococcus-ähnliche Formen.

Die neuerdings von Pascher beschriebene Chrysosphaera stellt nach der kurzen, von ihm gegebenen Diagnose kugelige bis ellipsoidische Zellen dar, die nicht durch Gallerte zusammenhängen. Sie haben zwei bis vier

Chromatophoren und Leukosin. Die Vermehrung erfolgt durch einfache Teilung, außerdem aber durch Schwärmer, welche aus den ruhenden Zellen austreten. Sie haben ganz den Bau der Chromulinen: Zwei Chromatophoren, eine Geißel. Offenbar ist Chrysophaera ein Seitenstück zu Vertretern der Protococcales.

Fädige Formen.

Paschers Nematochrysis bildet unverzweigte Fäden, welche an der Basis festgeheftet sind. Die Vermehrung erfolgt durch ochromonasartige Schwärmer. Wir hätten hier ein Seitenstück zu Tribonema oder Ulothrix.

Gattungen mit fester Hülle.

a) Bewegliche Formen.

Chrysococcus (Klebs) stellt wohl das Anfangsglied einer Reihe von beschalten Chrysomonaden dar. Der Zelleib ist gerundet und völlig in eine kugelige Schale eingeschlossen, die mit Eiseneinlagerungen versehen, im übrigen ihrer Zusammensetzung nach unbekannt ist. Nur am Vorderende ist eine ziemlich weite Öffnung ausgespart (Fig. 6, *3—5*), aus welcher die Geißel hervor-

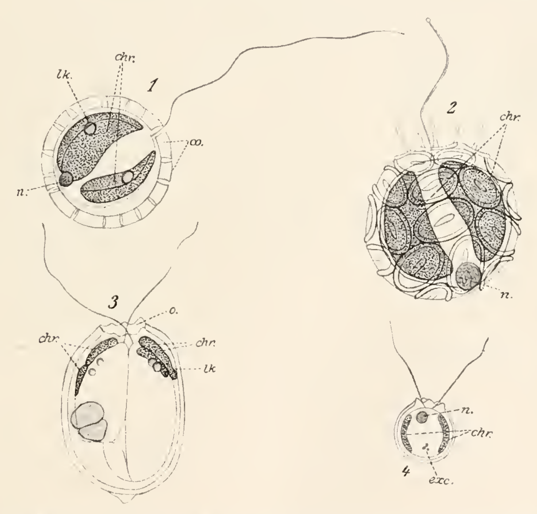


Fig. 5 n. Lohmann. *1 Pontosphaera. 2 Syracosphaera pulchra. 3, 4 Syracosphaera dentata. 3* in Teilung. *n* Kern, *chr* Chromatophoren, *lk* Leukosin, *o* Öffnung. *co* Hülle, *exc* Exkrete.

schaut. Zwecks Vermehrung teilen sich die Zellen der Länge nach, die Schwärmer treten (Fig. 6, *5*) aus der vorderen Öffnung ins Freie hinaus.

Ziemlich zwanglos dürften sich hier die Coccolithophoridae anschließen, welche vor allem Lohmann sauber untersuchte. Sie gehören dem Nanoplankton

verschiedener Meere an und bilden sehr mannigfaltig gestaltete Schalen, die aus Kalk bestehen. Oft aus Platten, Schildern usw. zusammengesetzt, können sie hier im einzelnen nicht beschrieben werden — die Figur 5 gewährt einige Anhaltspunkte. Nach dem Absterben der Zellen sinken die Gehäuse auf den Meeresboden und werden hier sowohl als auch in zahlreichen sedimentären Gesteinen nachgewiesen. Der Plasmaleib besitzt zwei gelbe Chromatophoren (Fig. 5, *1*), welche der Außenwand anliegen. Der Kern findet sich in der Mitte. Die Assimilate darf man als Leukosin bezeichnen. Die Vermehrung erfolgt durch Längsteilung (Fig. 5, *3*), fast genau wie bei Chrysococcus. Geißeln sind bald in Ein-, bald in Zweizahl vorhanden; LOHMANN glaubt nicht, daß danach eine Einteilung der Gruppe möglich sei.

BORGERTS Silicoflagellatus könnten wohl auch hierher gehören.

b) Festsitzende Formen.

Von Chrysococcus aus wird auch eine andere Gruppe von Formen verständlich, zu welchen zunächst Lepochromulina gehört (Fig. 6, *1, 2*). SCHERFFEL beschreibt, wie am Grunde eines offenen Gehäuses eine Chromulina-Zelle sitzt, die ihre Geißel nach außen herausstreckt. Zwecks Vermehrung wird die Zelle längs halbiert und eine Tochterzelle tritt aus der Hülle heraus. Chrysopyxis ist im Grunde gleich. Die Gehäuse sitzen mit zwei Schenkeln — rittlings — auf Algenfäden fest (Fig. 6, *11*). Das Gehäuse hat eine mehr oder weniger verengerte, oft kraterförmig gestaltete Öffnung, aus welcher die Geißel herausschaut. Diese wird nicht selten durch eine Gruppe von Pseudopodien ersetzt.

Derepyxis ist ein vollendetes Seitenstück zur Chrysopyxis, nur hat die im Becher enthaltene Zelle zwei Geißeln (Fig. 6, *6—8*). Auch hier findet Längsteilung statt und mindestens einer der jungen Schwärmer gleitet aus der alten Hülle heraus.

Lagynion, von SCHERFFEL beschrieben, von PASCHER benannt, hat (Fig. 6, *10*) ein Gehäuse, welches mit breiter Basis der Unterlage aufsitzt. Geißeln wurden, soweit bekannt, nirgends mehr gebildet, wohl aber ragt aus der flaschenförmigen Öffnung der Hülle ein feines Pseudopodium heraus, das wohl feste Nahrung an sich zu nehmen bestimmt ist. Vermehrung erfolgt durch Teilung des Plasmaleibes und Ausschlüpfen der Teilprodukte bzw. mindestens eines derselben. Als Heterolagynion hat PASCHER einen Organismus (Fig. 6, *9*) bezeichnet, welcher auch mit Lagynion weitgehende Ähnlichkeit hat, aber farblos ist. Er erzeugt Leukosin, sendet ein langes Pseudopodium, außerdem kürzere plasmatische Lappen aus der Öffnung der Hülle heraus und nimmt mit diesen die Nahrung auf. Man kann schon annehmen, daß es sich um ein Lagynion handle, das die Chromatophoren eingebüßt hat.

Damit kommen wir dann von selber zu Dinobryon und Hyalobryon, die sich von den Ochromonaden herleiten. LEMMERMANN, BRUNNTHALER, PASCHER, LAUTERBORN haben sie besonders bearbeitet. Dinobryon ist eine schwebende, typische Planktonform, Hyalobryon ist am Grunde festgewachsen. Jede junge Zelle sitzt bei diesen Gattungen in einer offen becherförmigen Hülle, die wohl, wie bei den vorerwähnten Formen, Zellulosereaktion gibt, mit einer stielartigen Verlängerung fest (Fig. 7, *5*). Dieser Faden kann sich verkürzen oder verlängern und so die Zelle selber vor- oder zurückschieben. Letztere trägt deutlich zwei ungleich lange Geißeln, die längere ist nach PETERSEN gefiedert, d. h. mit sekundären Seitenfädchen versehen, die kürzere ist glatt. Vermehrung wie üblich durch einmalige Längsteilung. Die neugebildeten Schwärmer verlassen beide das Gehäuse und bilden ein neues, aber einer von ihnen bleibt im alten Hause zurück, während der andere am Rande desselben

hängen bleibt (Fig. 7, *2—4*) und hier einen neuen Becher bildet. Dieser Prozeß kann sich mehrfach wiederholen, so daß nun ganze Kolonien entstehen. Hyalobryon unterscheidet sich von Dinobryon auch dadurch, daß die becherförmige Hülle aus mehreren ineinander geschobenen Trichterstücken aufgebaut wird. — Das wäre nach neueren Angaben von PASCHER auch bei Dinobryon und vielen anderen Chrysomonaden der Fall. Dauercysten werden von beiden Gattungen

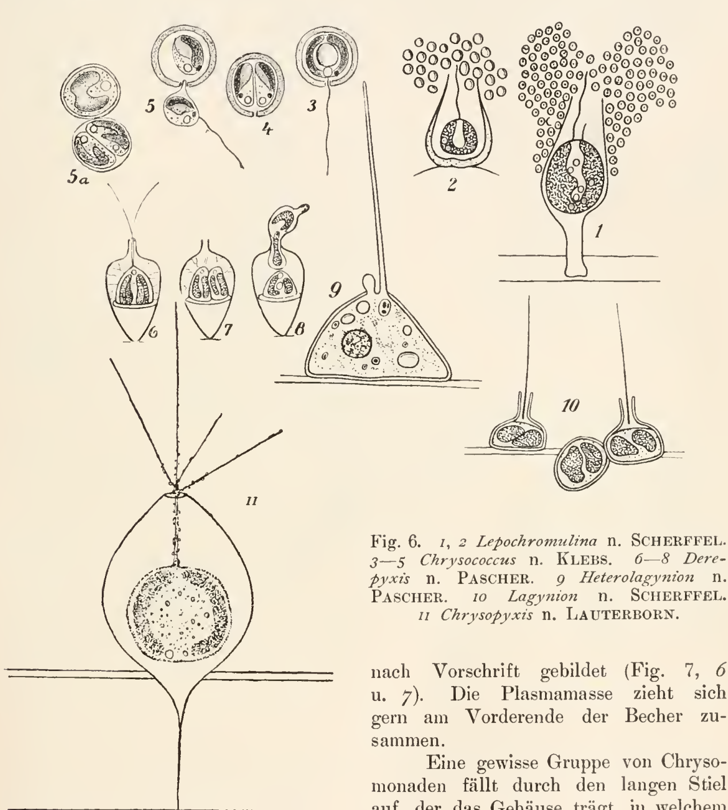


Fig. 6. *1, 2 Lepochromulina* n. SCHERFFEL. *3—5 Chrysococcus* n. KLEBS. *6—8 Derepyxis* n. PASCHER. *9 Heterolagynion* n. PASCHER. *10 Lagynion* n. SCHERFFEL. *11 Chrysopyxis* n. LAUTERBORN.

nach Vorschrift gebildet (Fig. 7, *6* u. *7*). Die Plasmamasse zieht sich gern am Vorderende der Becher zusammen.

Eine gewisse Gruppe von Chrysomonaden fällt durch den langen Stiel auf, der das Gehäuse trägt, in welchem die Zellen — meistens je eine — geborgen sind. Ich nenne Stylochrysalis, Stylopyxis und Stylococcus. Sie alle haben im wesentlichen den gleichen Zellbau, aber Stylochrysalis hat zwei gleichlange Geißeln, Stylopyxis (Fig. 7, *1, 2*) führt in Erinnerung an Ochromonas eine lange und eine kurze Geißel. Stylococcus hat auf die Ausbildung der letzteren verzichtet, streckt statt dessen ein langes Pseudopodium aus der Gehäuseöffnung hervor (Fig. 7, *8, 9*). Die Vermehrung erfolgt in allen Fällen durch nicht ganz geklärte Zweiteilung des Plasmaleibes (Fig. 7, *9*). Die entstehenden Tochterzellen dürften auch bei Stylococcus Geißeln haben.

Tierischen Organismen nähern sich bereits die Cyrtophoreen: Pedinella, Cyrtophora, Palatinella (WYSOTZKI, PASCHER, LAUTERBORN). Cyrtophora, die ich hier allein behandle, hat keine becherförmige Hülle, es sitzt eine unbehäutete Zelle — umgekehrt pyramidenförmig (Fig. 8) — auf einem langen Stiel, der aus einem mittleren Faden und dem ihn umgebenden Plasma besteht. Der Stiel vermag sich rasch zusammenzuziehen und wieder zu verlängern. Die Zelle selbst hat in der Hauptsache den Chrysomonadenbau. Inmitten der nach oben gekehrten Fläche ist eine Chromulinageißel (Fig. 8) eingeheftet und am Rande



Fig. 7. *1 Stylopyxis muscicola* n. BOLOCHONZEW aus PASCHER. *2—5 Dinobryon sertularia* n. KLEBS u. SENN. *6, 7* Cysten von *Dinobryon* bzw. *Hyalobryon* n. SCHEFFEL. *8, 9 Stylococcus aureus* n. CHODAT aus PASCHER, *l* Leukosin.

Fig. 8. *Cyrtophora* n. PASCHER.

der gleichen Grundfläche erhebt sich ein Kranz von Tentakeln. Diese haben auch einen festeren Achsenfaden und rings um ihn fließendes Protoplasma. Sie dienen der Aufnahme fester Nahrung. PASCHER schildert, wie sie sich über derselben zusammen neigen. Außer den langen erscheinen vielfach kurze, breite Pseudopodien, welche rasch gebildet aber auch rasch eingezogen werden (vgl. Fig. 8). Zwecks Vermehrung trennen sich die Zellen von ihrem Stiel und teilen sich in der Bewegung der Länge nach. Die Tochterzellen setzen sich wieder fest.

Möglich, daß man Cyrtophora wegen der fehlenden Hülle nicht hierher stellen darf, ich glaube aber doch, in ihr ein Verbindungsglied zu Rhizaster

erblicken zu können. Die Gattung hat wieder ein gestieltes, becherförmiges Zellulosegehäuse, welches der Zelleib von bekanntem Bau ausfällt. Er zeigte bislang niemals eine Geißel, statt ihrer erscheinen auf der nach oben gekehrten, nackten Fläche der Zelle kurze breite Plasmavorstülpungen und außerdem strahlen vom Rande horizontal feine und lange Pseudopodien aus, die zwar keinen Achsenfaden, wohl aber Strömungen erkennen lassen. Sie können eingezogen und wieder vorgetrieben werden. Weitere Bewegungen beschreibt PASCHER. Zwecks Vermehrung werden die Tentakeln eingezogen, der Plasmaleib zerfällt der Länge nach in die üblichen zwei Teile, diese haben keine Geißeln, sind vielmehr amöboid; eine von ihnen verbleibt im Becher, die andere gleitet heraus, am Stiel abwärts und bildet ein neues Haus. Dauercysten normal.

2. Hymenomonas-Reihe.

Eine Gruppe von Gattungen unter den Chrysomonadales zeichnet sich durch ein gut entwickeltes Vakuolensystem am Vorderende des Körpers aus. Zu ihnen gehört zunächst Hymenomonas (Fig. 9, *2—5*). Nahe der Geißelbasis liegt ein auffallend großer Hohlraum dieser Art. Er entsteht periodisch aus fünf bis sieben kleinen pulsierenden Vakuolen, welche sich in der Diastole differenzieren, sich aber in der Systole wieder vereinigen (PASCHER). Das ist gewiß ein Fortschritt gegen die einfachen Chrysomonaden.

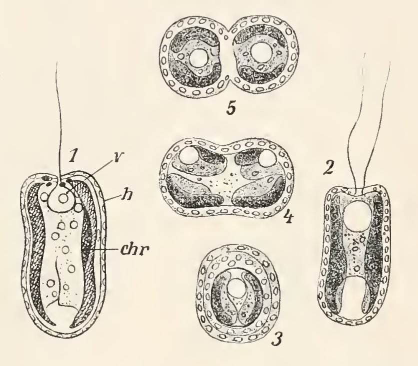


Fig. 9. *1 Microglena punctifera* n. PASCHER. *2—5 Hymenomonas roseola* n. KLEBS. *h* Hülle, *chr* Chromatophor, *v* Vakuole.

Im übrigen bietet Hymenomonas nicht so viel Besonderes. Der mit zwei längs gestellten Chromatophoren versehene Plasmaleib bewahrt eine ziemlich weitgehende Beweglichkeit innerhalb einer Hülle, die wohl als eine Fortbildung des Periplasten der einfacheren Gattungen anzusprechen ist. Jene ist ziemlich dick, aber doch weich und mit mancherlei Strukturen und Einlagerungen versehen (s. die Literatur). Hymenomonas kommt zwecks Vermehrung zur Ruhe, die abgerundeten Zellen werden biskuitförmig verlängert und dann vollends durchgeschnürt (Fig. 9, *3—5*). An diesem Vorgang nimmt die Hülle teil.

Hymenomonas hat zwei Geißeln. Ihr in sehr vieler Beziehung ähnlich sind Microglena (Fig. 9, *1*) und Mallomonas (Fig. 10, *1*). Sie besitzen nur eine Geißel, doch gibt SCHERFFEL für eine Art der letzteren Gattung auch zwei an, von denen die eine nach vorn, die andere nach rückwärts gerichtet ist.

Microglena hat eine Hülle nach dem Muster der Hymenomonas, in welche Körnchen, wohl Kieselverbindungen, eingelagert sind. Mallomonas besitzt einen Panzer, der aus zahlreichen Kieselplättchen aufgebaut wird (Fig. 10). Diesem sind Kieselnadeln gelenkartig aufgesetzt (Fig. 10). Die sonst normal gebaute Zelle führt im Vorderende eine große unbewegliche

Vakuole und diese wird umgeben von vier bis sechs pulsierenden. Letztere münden nach PASCHER — KLEBS machte andere Angaben — in die Hauptvakuole ein und entleeren auch wohl in diesen ihren Inhalt. Damit wäre ein Anklang an die später zu behandelnden Pusulen-Systeme der Peridineen gegeben und eine Erscheinung, welche aus dem Rahmen der einfachen Chrysomonaden herausfällt.

Bei Mallomonas kann der Plasmainhalt die Hülle in Form von amöboiden Zellen verlassen (CONRAD, REHFOUS) (Fig. 10, *2*). Diese bewegen sich eine Zeitlang, dann runden sie sich zu Palmellastadien ab, deren Schicksal mir nicht bekannt ist. Cysten sind wohl ziemlich verbreitet (Fig. 10, *4*).

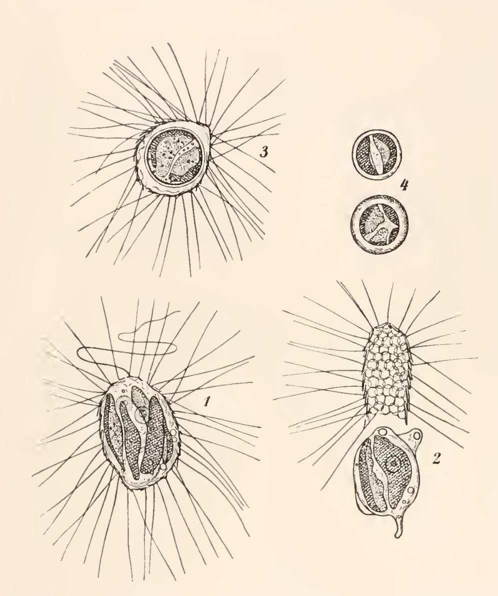


Fig. 10. *Mallomonas mirabilis* n. CONRAD. *1* normale Zelle. *2* Amöbenbildung. *3* Cystenbildung. *4* Palmellen bzw. Cysten.

Hier könnte sich LAUTERBORNS Chrysosphaerella wohl anschliessen, obwohl mir die Art der Vakuolenbildung nicht ganz klar ist (Fig. 11). Es vereinigt sich eine Anzahl radiär gestellter Zellen, die an jedem Chromatophor einen Augenfleck führen, zu einem volvoxähnlichen Körper. Jede Einzelzelle ist von einer aus Plättchen zusammengesetzten Hüllmembran umgeben und trägt außerdem am Vorderende neben der Geißel zwei lange hohle Kieselnadeln, die an ihrer Basis von einem becherförmigen Körper gestützt werden. Dazu kommt noch ein Mantel von kommaförmig gebogenen Kieselstäbchen um die ganze Kolonie. Die Stäbchen dürften durch eine Gallertmasse zusammengehalten werden.

Synura dürfte ein ähnliches Vakuolensystem besitzen wie Hymenomonas — wenn auch alle Einzelheiten noch nicht geklärt sind. Bei ihr aber verbinden sich die Zellen mit den ausgezogenen Hinterenden zu kugeligen oder traubenförmigen, bisweilen (CONRAD) auch zu fädigen Körpern (Fig. 12, *1*), an welchen die Geißelpaare natürlich auswärts gekehrt sind. Die Geißeln sind nach PETERSEN ungleich; die eine ist mit zwei Reihen sekundärer Cilien bedeckt und zeigt nach vorne, die andere ist glatt und zugleich seitwärts gerichtet. Jede Zelle der Kolonie hat eine besondere Hülle, welche nach PETERSEN aus zahlreichen Schildchen aufgebaut wird. Der Entwicklungsgang ist nach PASCHER recht bunt.

Die Plasmamassen können ihre Hülle verlassen und in Gestalt je eines Schwärmers heraustreten. Dieser Schwärmer hat die Form, welche

wir wohl den einfachsten Hymenomonaden zuschreiben möchten: Er ist nach außen durch eine nur zarte Hyaloplasmaschicht abgeschlossen (Fig. 12, *2*), zwei gleichlange Geißeln, zwei Chromatophoren und am Vorderende zwei pulsierende Vakuolen, welche nicht die Komplikationen aufweisen, welche den Zellen eigen, solange sie in der Hülle stecken. Das bedeutet doch wohl einen Rückschlag auf die Bildungen, welche z. B. bei Chromulina die Regel sind.

Die Schwärmer gehen später in einen amöboiden Zustand über. Dieser besitzt anfänglich (Fig. 12, *3—6*) nur einige breite Fortsätze, später aber

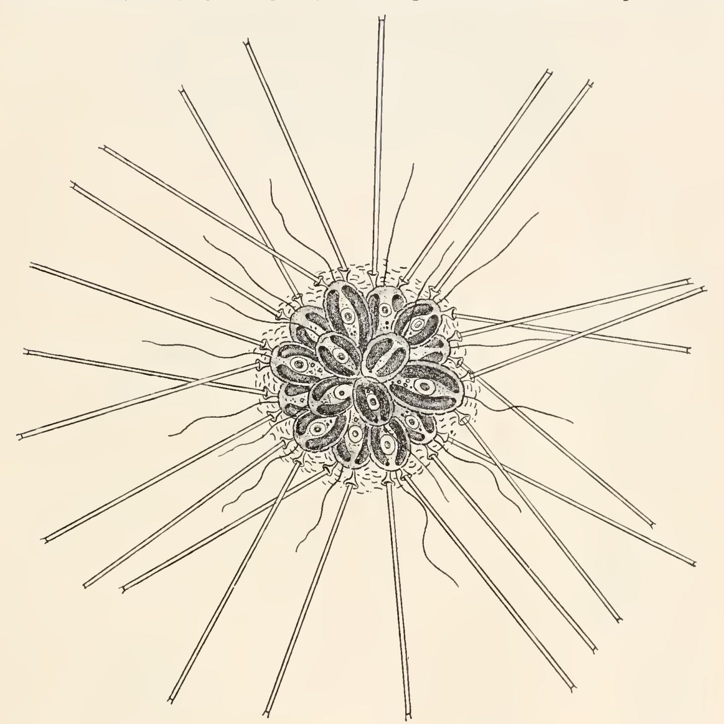


Fig. 11. *Chrysosphaerella longispina* Lauterb. n. LAUTERBORN.

bilden sich nach allen Seiten hin feine, sehr lange und mehrfach verzweigte Pseudopodien. Die Geißeln werden wohl aufgelöst. Man sieht schleimig-blasige Plasmamassen an einem Mittelfaden auftreten. Dieser schmilzt dann zusammen. Einzelheiten bei PASCHER. Amöben der erwähnten Art schlüpfen auch direkt aus den im Kugelverbande befindlichen Zellen aus; es wird dann das Schwärmerstadium übersprungen.

Nach einiger Zeit können sowohl die Schwärmer als auch die amöboiden Zellen zur Ruhe kommen, sich abrunden und sich mit Gallerte umgeben. Sie bilden dann ein Palmellastadium, in dem auch Teilungen vor sich gehen. Die palmelloiden Zellen werden schließlich wieder beweglich, erhalten Geißeln und wandeln sich dann zu den beweglichen Kolonien um.

Notwendig wird allerdings dieser verwickelte Lebenslauf nicht vollzogen. Die aus den Hüllen ausgetretenen Schwärmer können alsbald zu neuen Kolonien heranwachsen. Unter welchen Bedingungen das eine oder das andere erfolgt, ist nicht ganz klar.

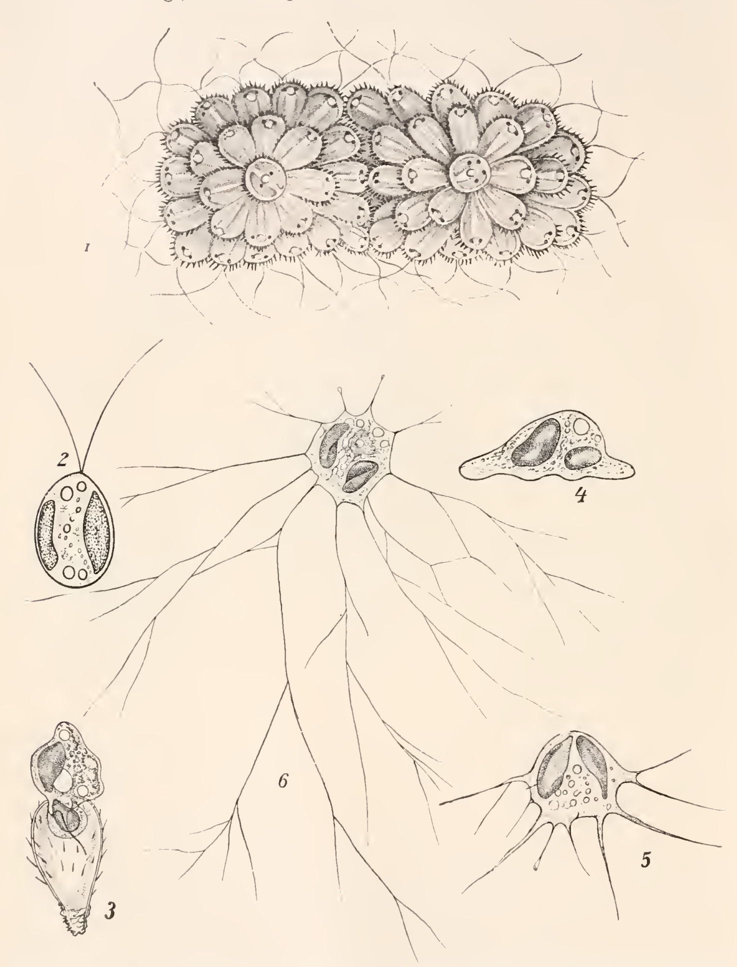


Fig. 12. *Synura* n. STEIN u. PASCHER. *1* Kolonie in Teilung. *2* Schwärmer. 3 Austritt von „Amöben" aus der Hülle. *4—6* Amöboide Stadien.

Cysten von vorgeschriebener Form werden auch hier angegeben.

Mit Synura könnte die farblose Sycamina nigrescens nach VAN TIEGHEM verwandt sein.

3. Rhizochrysideen.

Die von Pascher aufgestellte, von Scherffel und Doflein bearbeitete Gattung Rhizochrysis, in welche auch früher als Chrysamoeba bezeichnete Formen aufgenommen wurden, stellt nackte Zellen dar, welche amöboid sind und nach allen Richtungen hin feine Pseudopodien entsenden (Fig. 13). Geißeln wurden nur von Scherffel vereinzelt wahrgenommen, eine Rückkehr zur Monadenform findet niemals mehr statt. Der Kern hat einen deutlichen Zentralkörper, von welchem an anderer Stelle noch die Rede sein soll. Wir haben ein plattenförmiges, oft etwas eingerolltes Chromato-
oder von gelbbrauner Farbe, und in ihm glaubt Doflein auch ein Pyrenoid
phor doch etwas Ähnliches wahrzunehmen. Leukosin ist zugegen. Die

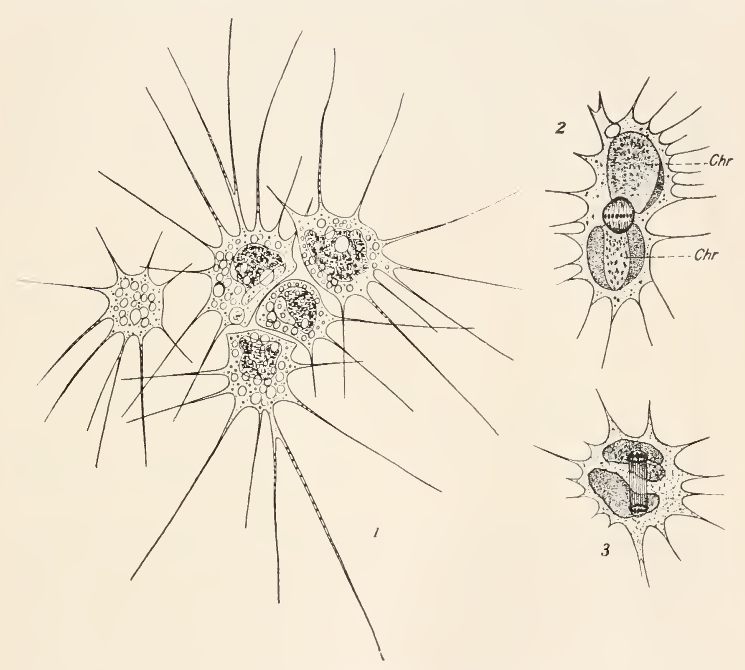


Fig. 13. *1 Rhizochrysis Scherffelii* n. Scherffel. *2, 3 Rhizochrysis Pascheri* n. Doflein. *chr* Chromatophor.

Pseudopodien haben einen Achsenfaden, der von zarterem Plasma umgeben ist. Sie dienen der animalischen Ernährung, die hier neben der holophytischen im ausgiebigen Maße einsetzt.

Bei der Teilung (Fig. 13) wird der Chromatophor zerschnitten, der Kern teilt sich mitotisch ganz ähnlich wie der von Ochromonas (Doflein), und dann wird auch das Plasma in zwei Teile zerlegt. An der Trennungsstelle bilden sich neue Pseudopodien. Die Teilungen erfolgen, wie so häufig, nachts und ziemlich rasch.

Nicht selten wird die Teilung der Chromatophoren gehemmt, während der Kern seine Mitose durchmacht; dann geht auch die Teilung des Plasmas weiter und es resultiert eine Tochterzelle mit, die andere ohne Chromatophor. Das wurde von Scherffel wie von Pascher häufig beobachtet. Daneben gibt Doflein mehrkernige Zellen mit nur einem Chromatophor an. Auch das sind wohl Hemmungsbildungen.

Die farblosen Zellen sind lebensfähig auf Grund ihrer animalischen Ernährung. Wie sie sich auf die Dauer verhalten, steht nicht ganz fest. Auch Pascher äußert in dieser Richtung Bedenken, und Doflein gibt an, daß die ungleichen Teilungen erheblich langsamer verlaufen als die normalen. Ob man dabei von der Tierwerdung solcher farblosen Zellen reden dürfe, ist mir zweifelhaft.

Pascher hat die Gruppe der Rhizochrysideen als eine etwas künstliche bezeichnet, und darin mag er schon recht haben. Die Loslösung der Rhizochrysis Scherffelii, welche nach diesem Autor noch eine Geißel erkennen läßt, von Chrysamoeba bzw. von Chromulosa scheint mir etwas gewaltsam zu sein. Und wenn wir nun bei irgendeiner Rhizochrysidee Geißeln entdecken, müssen wir sie eigentlich zu den Chromulinaceen zurück versetzen. Immerhin kann man sich vorstellen, daß Formen, welche nur gelegentlich amöboide Gestalt annehmen, in andere übergingen, welche diese Form dauernd erhielten. d. h. zu echten Rhizochrysideen wurden. Sind die



Fig. 14. *Leukochrysis* n. Pascher.

Geißeln vollends verloren, dann ist nicht mehr zu sagen, ob die fragliche Gattung oder Art von Chromulina, Ochromonas oder sonst einer Gruppe abstammt.

Sind die amöboiden Zellen bei der vorgenannten Gattung regellos zusammengefügt, so werden sie bei Lauterborns Chrysidiastrum zu Reihen geordnet, und bei Scherffels Chrysostephanosphaera erscheinen etwa 16 Zellen kranzförmig durch Gallerte vereinigt. Sie weisen im gewissen Sinne auf die grüne Stephanosphaera hin. Auch hier sind nur die mit Pseudopodien versehenen Zellen, aber keine Schwärmer bekannt.

Pascher bildet (Fig. 14) die Gattung Leukochrysis ab, das sind farblose, amöboide Zellen, welche sich im wesentlichen wie Rhizochrysis zu verhalten scheinen. Ihre Zugehörigkeit zu unserer Gruppe dokumentieren sie durch die mit Kieselwand begabten Cysten, die den bei Rhizochrysis Scherffelii bekannten nicht unähnlich sein dürften.

Chrysarachnion (Pascher) ist besonders auffallend (Fig. 15); zahlreiche nackte Zellen mit dem vorgeschriebenen Chromatophor entsenden nach allen Seiten Pseudopodien und sind durch diese untereinander zu

einem ziemlich großen, einschichtigen Netz verbunden. Dieses wächst dadurch, daß sich die einzelnen Zellen teilen und sich dann unter Bildung von Pseudopodien voneinander entfernen. Dabei können wiederum farblose Zellen aus farbigen gebildet werden, die dann genau wie die ersteren im



Fig. 15. *Chrysarachnion* n. PASCHER.

Netzverbande bleiben. Eine Vermehrung kann durch Zerreißen der Netze erfolgen. Weiteres ist nicht bekannt.

Chrysocrinus (PASCHER) kann man als eine Rhizochrysis auffassen, welche in ein derbes Gehäuse eingeschlossen wurde. Die Zelle als solche hat alle Bestandteile der genannten Gattung. Das Gehäuse ist „brotleibartig." Die flache dünne Seite liegt dem Substrat auf, die derbere, gewölbte hat Kalk- und Eiseneinlagerungen. Durch zahlreiche Öffnungen des Gehäuses werden lange Pseudopodien herausgestreckt. Zwecks Fortpflanzung werden sie aber eingezogen und dann teilt sich der Inhalt in zwei oder vier amöboide Zellen, welche das Gehäuse durch den Porus verlassen.

Chrysothylakion (PASCHER) hat ein Gehäuse mit einseitiger großer Öffnung, aus welcher lange verzweigte Pseudopodien hervortreten.

Myxochrysis paradoxa, von PASCHER untersucht, gehört wohl zu den interessantesten Formen dieser Gruppe. Wir gehen von den Ruhezellen aus. Diese haben eine harte, braune Haut, besitzen einen oder mehrere Kerne und ebenfalls eine wechselnde Zahl von Chromatophoren. Bei der Keimung der einkernigen Dauerzellen tritt der ganze Inhalt nach Sprengung der harten Hülle in Gestalt eines Schwärmers aus, die mehrkernigen Zellen teilen ihren Inhalt in so viele Teile, als Kerne gegeben sind und entleeren dann die entsprechende Anzahl von Schwärmern. Diese haben in allen Fällen die Form einer Chro-

mulina, besitzen also eine Geißel, Chromatophor, pulsierende Vakuolen usw. Doch werden recht häufig Schwärmer gebildet, denen der Farbstoff fehlt — die Zahl der Chromatophoren bleibt in den Ruhezellen oft hinter derjenigen der Kerne zurück. Die Schwärmer teilen sich in der Bewegung — ob sehr häufig, ist einstweilen fraglich —, später aber verlieren sie die Geißel und werden amöboid.

Jetzt vermehren sich die Kerne und Chromatophoren in diesen „Amöben“ und nun beginnen deren mehrere — ganz wie bei den Myxomyceten — miteinander zu verschmelzen; es entstehen regelrechte Plasmodien, die sich wieder fragmentieren, aber auch unter Kernteilung vergrößern können. In ihnen erkennt man die Kerne, die Chromatophoren, die pulsierenden Vakuolen und neben Leukosinballen Öl usw. Da auch farblose Schwärmer amöboid werden und mit den farbigen verschmelzen, bleibt die Zahl der Chromatophoren hinter der Zahl der Kerne zurück.

Um das neu entstandene Plasmodium bildet sich eine gemeinsame Haut, die anfänglich zart ist, später aber derber wird und sogar Einlagerungen mancherlei Art zeigt. Das Plasmodium kann sich langsam bewegen, es entsendet zwecks Aufnahme fester Nahrung breite Plasmalappen (Pseudopodien), welche die derbe Hülle am Rande, aber auch auf dem Rücken usw. durchbrechen und dann die zu verdauenden Gegenstände umfließen. Demnach sind jene nur mit einer dünnen Hyaloplasmaschicht umgeben.

Unter ungünstigen Bedingungen stellen die Plasmodien die Bewegung ein, die Hülle wird härter und nun zerfällt das von ihr umgebene Plasma in Portionen, welche teils einkernig, teils wenigkernig sind. Den meisten, aber nicht allen Teilstücken, wird ein Chromatophor zugeteilt. Jene erhalten später eine derbe Haut und platten sich durch gegenseitigen Druck gegeneinander ab.

Das ist der übliche Lebenslauf. Eine Abkürzung des Entwicklungsganges tritt mehrfach ein, man vergleiche Pascher.

Das System.

Senn hat ein ganz ansprechendes System der gelben Flagellaten aufgestellt, das man in der von Pascher erweiterten Form etwa in folgender Weise wiedergeben kann:

A. Chrysomonadales.
   Gerundete, durch Geißeln bewegliche Formen, einzeln oder seltener in Verbänden.
   1. Chrysomonadaceae mit einer Geißel.
   2. Hymenomonadaceae (Senn) bzw. Isochrysidaceae (Pascher) mit zwei gleichlangen Geißeln.
   3. Ochromonadaceae mit zwei ungleichen Geißeln.

B. Chrysocapsales.
   Unbewegliche Zellen in Gallert eingeschlossen.

C. Chrysophaerales.
   Unbewegliche Zellen, kugelig, ohne Gallerte.

D. Chrysotrichales.
   Unverzweigte Fäden.

E. Rhizochrysidales.
   Amöboide Zellen ohne Geißeln.

Bei der Bearbeitung des vorstehenden Abschnittes sind mir Bedenken aufgestiegen, ob diese Anordnung wohl in jeder Beziehung der wirklichen Verwandtschaft gerecht werde. Die Verwendung der Geißeln als Unterscheidungsmerkmal rief Bedenken hervor, weil sie vielfach den einzigen

Unterschied darstellen. Ich vermag in dem Zellenbau einer Chromulina und einer Ochromonas z. B. keinerlei Differenzen zu sehen. Schon SCHERFFEL hat ähnliche Bedenken geäußert, und er war es auch, welcher zeigte, daß z. B. Mallomonas-Arten mit zwei Geißeln existieren, daß seine Oicomonas ocellata bald mit einer, bald mit zwei Geißeln angetroffen wird. Nachdem dies bereits niedergeschrieben war, hat PETERSEN die oben erwähnten Angaben über die Geißeln von Synura, Dinobryon und Uroglena gemacht. Offenbar ist die Begeißelung in sonst getrennten Gruppen nicht so verschieden, wie man wohl glauben möchte. Nun muß sich zeigen, was erneute Untersuchung bei eingeißeligen Arten aufdeckt. Nach allem halte ich es keineswegs für ausgeschlossen, daß die oben als „typische Chrysomonadales" bezeichneten Formen eine verwandtschaftlich gut begrenzte Familie seien. In diese treten ohne Schwierigkeit Uroglena u. a. ein, genau wie Pandorina in die Chlamydomonadenreihe.

Den Tetrasporaceen parallel geht dann die von PASCHER als Phaeocapsaceen bezeichnete Familie, die schon eine natürliche Gruppierung darstellen kann (Phaeocapsa, Hydrurus). Dasselbe gilt von den Chrysophaerales (Chrysophaera) und den Chrysotrichales (Chrysothrix).

Ich habe alle Formen, welche ihren Plasmaleib mit einer festen Hülle umkleiden, zusammengestellt, nach dem man sie früher je nach den Geißeln auf die oben erwähnten Familien verteilt hatte. Es ist durchaus möglich, daß die Becherbildung usw. eine Wuchsform sei, die nichts für die Verwandtschaft bedeutet. Aber wie wir die durch Gallerte zusammengehaltenen Tetrasporen als eine besondere Familie betrachten, so könnte das gleiche vielleicht auch hier gelten. Die Sache muß geklärt werden. Gehören die Gehäuseträger zusammen, dann ist es nicht erstaunlich, daß bei einzelnen die Geißeln zurückgebildet wurden, daß Tentakeln an deren Stelle treten.

Unter den übrigen Chrysomonaden heben sich Formen ab, welche ein verwickeltes Vakuolensystem an ihrem Vorderende besitzen, Bildungen, die, wie schon betont, auf höher entwickelte Flagellaten hinweisen. Diese scheinen mir durch dieses Merkmal fester verkettet, als sie es durch die Geißelzahl sein würden. Und wenn sie miteinander verwandt sind, dann haben wir hier wiederum eine Reihe, welche von Einzelwesen zu volvocoiden Formen aufsteigt.

Die Rhizochrysideen, d. h. die Mehrzahl der dauernd amöboiden Chrysomonadales, hält PASCHER für eine nicht einheitliche Gruppe, weil man nicht wisse, ob sie von Chromulinen, Ochromonaden usw. abstammen. Sie könnte es aber in der Hauptsache doch sein, wenn wir den Wert der Geißelzahl leugnen und uns, wie oben, auf den Standpunkt stellen, daß der Plasmaleib das Entscheidende sei. Damit soll nun freilich nicht gesagt sein, daß alles, was wir oben im Anschluß an Rhizochrysis erwähnten, nun auch zusammen gehöre. Das bedarf weiterer Prüfung.

Es hätte nahe gelegen, nun für die Gruppen, die ich hypothetisch als zusammengehörig auffasse, Namen zu schaffen. Ich habe das unterlassen, weil ich zunächst eine Klärung durch weitere Untersuchungen abwarten möchte. Ohnehin haben wir gerade in dieser Gruppe der neuen Namen genug vorgesetzt bekommen.

Die Wahrnehmungen an Myxochrysis, Chrysarachnion u. a. haben PASCHER veranlaßt, in diesen Gebilden Vorläufer der Myxomyceten zu sehen. Es liegt ja auch nahe, die bald mit Geißel, bald mit Pseudopodien versehenen Schwärmer der Schleimpilze mit farblosen Chrysamöben zu vergleichen, das Zusammenkriechen der Schwärmer mit einer Plasmodienbildung.

Allein es ist bislang — und darauf macht JAHN aufmerkam — in keiner Weise dargetan, daß sich die Kerne in diesen Pseudoplasmodien genau so verhalten wie in den echten. Ehe überhaupt die Beschaffenheit der Kerne klargelegt ist, auf die PASCHER niemals einging, muß die Entscheidung ausgesetzt werden.

Die Chrysophyceen bergen in sich ganz primitive Flagellaten und von diesen gehen Reihen, welche man in ihren Endgliedern ruhig als Algen bezeichnen kann, so Hydrurus, Chrysothrix, Synura u. a., sind es doch Parallelbildungen zu rein grünen Formen, deren Algennatur kaum je bezweifelt wurde. Von den Chrysomonaden aber gehen auch Organismen aus, welche eher Tiere als Pflanzen sind, wenn man überhaupt unter den Protisten schon diese Scheidung treffen will, das wären etwa die Cyrtophoreen, Rhizaster u. a., vielleicht schon Rhizochrysis. Als Tiere werden dann auch gern die farblosen Gattungen bezeichnet, welche oben Erwähnung fanden und man bemühte sich, diese wie viele andere von den Flagellaten herzuleiten. Vielleicht sind einige Forscher dabei etwas über das Ziel hinausgeschossen. Schon in der ersten Auflage meines Buches wies ich auf SCHERFFEL als den Urheber solcher Gedanken hin, später hat PASCHER, dann DOFLEIN die Frage ausführlicher behandelt. Auf Grund der Darlegungen dieser Forscher und auf Grund allgemeiner Erwägungen kann man die Sache ziemlich kurz fassen. In fast allen Klassen des Pflanzenreiches erscheinen neben farbigen Formen (im physiologischen Sinne) farblose, die auf eine heterotrophe Ernährung eingestellt sind. Solche Organismen sind unter den höheren Pflanzen einigermaßen selten, sie werden häufiger unter den niederen und fallen besonders stark bei den Chrysophyten in die Augen. Hier sind Monaden, Amöben, Rhizopoden-ähnliche Gebilde als Derivate der farbigen Formen nachgewiesen. Andere werden ihnen mutmaßlich folgen. Das darzutun, habe ich mich oben bemüht. Ob aber alle Rhizopoden, alle sonstigen farblosen niederen Organismen in solcher Weise verstanden werden können, das steht noch dahin. Die Zukunft muß es lehren. Am Ende dreht sich dann alles um die Frage, die schon so oft erörtert ist. Waren die ersten Organismen auf der Welt farblos oder gefärbt? Waren sie hetero- oder autotroph?

II. Heterocontae.

Conferva nannten bekanntlich die alten Autoren fast alle Fadenalgen, besonders die, welche man nicht gut unterbringen konnte. Der Name hat daher eine lange Geschichte; zahllose Irrtümer und Unklarheiten knüpfen sich an ihn, und ich glaube kaum, daß solche heute schon vollständig beseitigt sind. Wie KLEBS richtig betont, wird wohl erst eine rationelle Reinkultur endgültige Lösung des Confervaproblems bringen Immerhin ist durch die Arbeiten von LAGERHEIM, WILLE, GAY, KLEBS, BORZÌ, ROSENVINGE, BERTHOLD, SCHAARSCHMIDT, HERING, PASCHER u. a. aus dem alten Chaos eine Anzahl von Formen herausgeschält worden, die sich zusammengehörig erweisen und ziemlich gut charakterisiert sind. Heute bezeichnet man die hierher gehörigen Fäden besser als Tribonema.

Diese und ihre Verwandten bringt und brachte man gern in Beziehung zu Ulothrix, indes hat wohl zuerst BORZÌ darauf hingewiesen, daß sie von dieser zu trennen seien und eine eigene Gruppe bilden müßten. Diese Auffassung haben LAGERHEIM, BOHLIN, LUTHER u. a. nach Auffindung der Chloramoeba wesentlich vertieft, indem sie zeigten, daß dieser Flagellat das Anfangsglied einer Reihe bilde, die sie Heterocontae nennen. Die Auffassung ist mehrfach, besonders von WILLE bestritten worden, hat aber doch immer mehr Boden gewonnen, und besonders PASCHER hat dann versucht, ein System der ganzen Gruppe aufzustellen, nachdem sich noch so manche Formen an diejenigen ankristallisierten, welche die schwedischen Forscher (LUTHER) bereits ganz konsequent zusammengeordnet hatten. Es war der Beobachtung nicht entgangen, daß unter den Chrysophyten wie auch unter den Chlorophyceen Formen in die Erscheinung treten, welche in ihrem ganzen Aufbau denjenigen der Heterocontae gleichsam kopieren. Auf diese Parallelbildungen legt PASCHER besonderen Wert und wählt demgemäß die Bezeichnungen für die Abteilungen, Familien usw. Wir folgen ihm zum Teil darin und bemerken noch, daß HERING eine sorgfältige Bearbeitung dieser Gruppe lieferte. LEMMERMANN behandelte Ophiocytium.

Die Heterocontae besitzen in ihren einzelnen Zellen in der Regel mehrere plattenförmige Chromatophoren, welche wohl immer, jedenfalls in der überaus großen Mehrzahl der Fälle des Pyrenoides entbehren. Die Farbe ist ein charakteristisches Gelbgrün, das offenbar auf starker Beimengung gelber Farbstoffe (Carotin, Xanthophyll) zu dem normalen Chlorophyll beruht. Diese geben den Farbstoffträgern einen bläulichen Farbenton, wenn man sie mit starker Salzsäure behandelt. Die echten Chlorophyceen zeigen mit Salzsäure diesen Umschlag nicht, sie werden höchstens gelbgrün und BOHLIN wies wohl zuerst darauf hin, daß die obige Reaktion ermöglicht, Heterocontae und Grünalgen wenigstens vorläufig zu unterscheiden.

Als Assimilationsprodukt bzw. Reservesubstanz tritt bei den Heteroconten immer fettes Öl, niemals Stärke auf, dagegen werden allerdings lösliche Kohlehydrate wahrgenommen.

Die Zellwand besteht, wo sie vorhanden, niemals aus reiner Zellulose, sondern ganz vorzugsweise aus Pektinsubstanzen.

Der Name Heterocontae wurde gewählt, weil die Schwärmer an dem hellen Vorderende zwei ungleich lange Geißeln führen (Fig. 16, *1*), von welchen die längere nach vorwärts, die kürzere meist schräg nach rückwärts zeigt. Es wurde zwar von manchen Autoren die kleinere Geißel vermißt, KLEBS z. B. zeichnet für gewisse Conferven eine große Geißel, welche dem etwas eingedrückten Vorderende eingefügt ist, BORZI erwähnt für Chlorotherium (Fig. 19) ebenfalls nur eine Geißel an den Zoosporen, allein bei genauerer Nachprüfung durch LUTHER wurde wenigstens in einigen Fällen (Conferva bombycina, Botrydiopsis) die zweite Geißel entdeckt. So wird es wahrscheinlich, daß man sie auch überall nachweisen werde. Analoges gilt für die Fälle (Sciadium), in welchen zwei gleich lange Geißeln angegeben werden. Die Schwärmer haben in der Regel (Fig. 16, *5*, *6*) zwei Chromatophoren, welche den Längsseiten parallel liegen, doch kommen zumal bei Tribonema-Arten auch Farbplatten in größerer Zahl vor. Sie sind dann über das ganze Zellchen verteilt, lassen nur das Vorderende frei (Fig. 18, *10*).

Eine sehr ausgiebige amöboide Bewegung wurde an den Zoosporen verschiedener Gattungen wahrgenommen. Die Schwärmer stellen wie überall einen Rückschlag auf die primitivsten Vertreter unserer Gruppe dar — das sind hier die PASCHERschen

1. Heterochloridales.

Chloramoeba ist der Typus. Der von LAGERHEIM-BOHLIN entdeckte Organismus stellt eine grüne Kopie der Chrysamoeba, der Ochromonas oder Polyblepharis (s. unten Fig. 16, *1*) dar. Dieselbe ist breit elliptisch, vorn etwas abgestutzt und mit zwei Cilien begabt, deren eine weit kürzer ist als die andere — genau wie bei Dinobryon u. a. — Die Zelle ist vollkommen nackt und zu amöboider Bewegung befähigt, wenn auch selten lange schmale Pseudopodien zum Vorschein kommen. In der Mitte liegt ein Zellkern (*k*), unter der Ansatzstelle der Cilien beobachten wir eine kontraktile Vakuole (*v*), gelegentlich treten auch andere, mit unbeweglichen Wänden auf. Die zwei bis sechs Chromatophoren sind linsenförmig.

Die Chloramoeba vermag auch im farblosen Zustande aufzutreten und in den gefärbten zurückzukehren, wenn geeignete Behandlung einsetzt; z. B. ruft 2—4 $^0/_0$ige Dextrose- oder Lävuloselösung im Dunkeln Entfärbung hervor, verbunden mit Anhäufung von Öl (Fig. 16, *2*). Nach Analogie mit Euglena (s. unten) darf man wohl annehmen, daß die Chromatophoren auch im entfärbten Zustande noch vorhanden sind; positive Angaben darüber finde ich aber nicht.

Die Teilung der Chloramoeba wurde nicht beobachtet, dagegen Bildung von Dauerzellen durch Erzeugung einer derben Membran, unter Verlust der Cilien, Anhäufung von Öl usw. (Fig. 16, *3*). Nicht wesentlich anders ist PASCHERS Heterochloris (Fig. 16, *6*, *7*). Sie besitzt zweischalige Dauerzellen wie die später zu behandelnden Gattungen.

Chlorosaccus fluidus Luther ist bis zum gewissen Grade ein Seitenstück zur Chromulina mucicola Lauterb. oder zu Phaeocystis oder zu Gloeocystis (s. unten). Der Organismus bildet ganz hellgrüne Kugeln, welche anderen Wasserpflanzen aufsitzen. Die Kugeln zerfließen oft schon völlig beim Herausholen aus dem Wasser, sie bestehen im Innern aus einer

farblosen Flüssigkeit, außen aus zarter Gallerte, in welche grüne Zellen in ziemlich weiten Entfernungen eingebettet liegen (Fig. 16, *4*). Die Einzelzellen sind umgekehrt birnförmig, mit dem spitzen Ende nach außen gekehrt (Fig. 16, *4*). Sie teilen sich (LUTHER) der Länge nach zweimal, so daß die jungen Zellen in Gruppen von je vier noch beisammen liegen (16, *4*). Die Einzelzellen besitzen je zwei Chromatophoren, deren gelbliche Töne wiederum durch Salzsäure in bläuliche Färbung übergehen. Kern und Vakuolen wie bei Chloramoeba. Die Gallerte besteht wohl aus Pektinstoffen.

Zwecks Vermehrung werden Schwärmer gebildet, und zwar teilt sich jede ruhende Zelle zweimal der Länge nach, die Tochterzellen erhalten dann Geißeln und schlüpfen ohne Schwierigkeit aus der Gallerte aus; solange

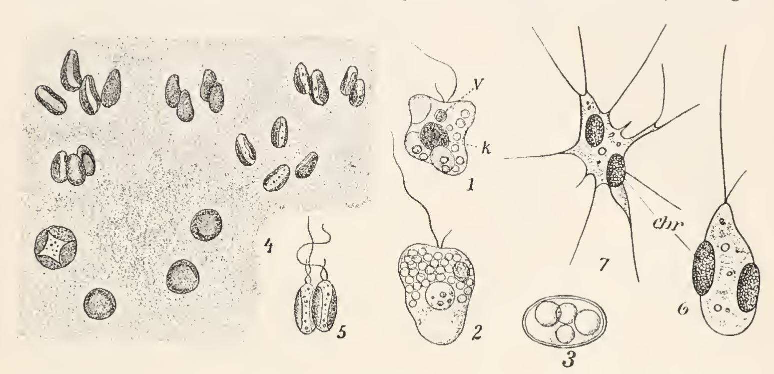


Fig. 16. *1—3 Chloramoeba heteromorpha* Bohl. n. BOHLIN. *4, 5 Chlorosaccus fluidus* Luther n. LUTHER. *6, 7 Heterochloris* n. PASCHER. *chr* Chromatophor, *v* Vakuole, *k* Kern.

die Schwärmer in der Gallerte liegen, zeigen beide Cilien nach vorn, in fixierten Präparaten aber weist die kürzere meist seitwärts oder rückwärts (Fig. 16, *5*).

Die Schwärmer kommen zur Ruhe und liefern neue Gallertkolonien. Ölhaltige Dauerzellen werden wie bei Chloramoeba gebildet. SCHMIDLES Racovitziella ist offenbar ganz ähnlich (s. PASCHER).

Mischococcus confervicola, schon von NÄGELI untersucht (Fig. 17, *5*, *6*), hat den gleichen Habitus wie Chlorodendron Senn (Euglenopsis Davis) (s. unten). Es stellt Bäumchen dar, welche auf hyalinen Ästen ein Zellenpaar tragen. Diese Endzellen bilden (Fig. 17, *6*) gewöhnlich je eine Zoospore, welche sich festsetzend zu einer neuen Baumkolonie wird, und zwar in folgender Weise. Zunächst heftet sich die junge Zelle mit Hilfe einer Gallertmasse fest (Fig. 17, *5*), dann beginnen Teilungen, und zwar meistens Querteilungen. Die Zellen runden sich gegeneinander ab (Fig. 17, *5*) und rücken bisweilen nur ein wenig auseinander, häufiger trennt ein farbloses Stück die beiden Schwesterzellen und diese werden außerdem gemeinsam durch einen farblosen Stiel aus der Membran der Mutterzelle herausgehoben (Fig. 17, *5*). Der Stiel scheint aus Gallertmasse zu bestehen, indes ist die Sache wohl noch nicht völlig geklärt.

Daß die „Verzweigungen“ durch Fortschiebung zweier Schwesterzellen nach verschiedenen Richtungen entstehen, ist aus der Figur leicht ersichtlich.

Die erwähnten Zoosporen sah BORZÌ in ganz wenigen Fällen kopulieren, aus den Zygoten entstand ein ganz anderes Gebilde, ein palmelloides Stadium.

Die Zellen desselben sitzen ohne Stiel auf einem Gallertpolster fest und vermehren sich durch Längsteilung. Sie können später Zoosporen entlassen, welche dann wieder Mischococcus-Büsche geben sollen. Ich vermag Borzì in diesem letzteren Punkte aus den schon mehrfach erwähnten Gründen nicht zu folgen. Am nächsten liegt für mich die Annahme, daß Borzì einen zweiten interessanten Organismus vor sich hatte, der in die Verwandtschaft von Chlorosaccus gehört.

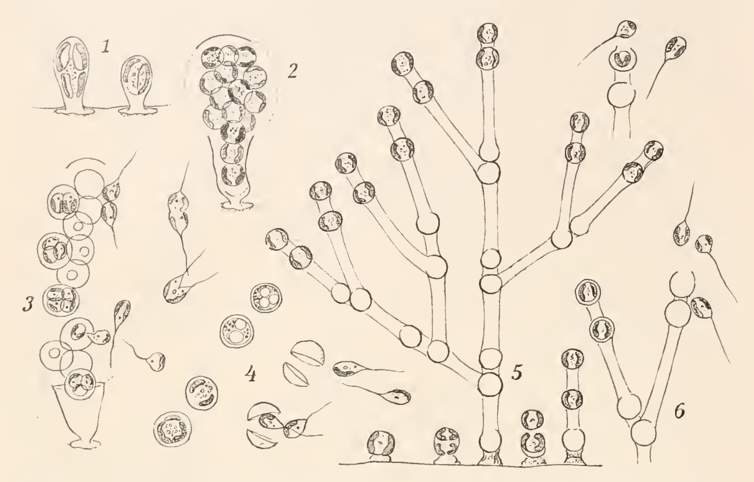


Fig. 17. *1—4 Chlorothecium Pirottae* Borzi *5, 6 Mischococcus confervicola* Naeg. n. Borzì.

Pascher rechnet Chloramoeba und Stipitococcus zu den Heterochloridales, Chlorosaccus, Racovitziella und Mischococcus zu den Heterocapsales. Ob eine so weitgehende Spaltung dieser wenigen Genera nötig sei, möchte ich fast bezweifeln.

2. Heterococcales.

Unter diesem Namen mögen unbewegliche, kugelförmige oder anders gestaltete Heteroconten zusammengefaßt werden. Als eine der einfachsten Formen kann Botrydiopsis gelten. Sie stellt kugelige Zellen von mäßiger Größe dar (Fig. 18, *1*) mit zahlreichen wandständigen Scheibenchromatophoren. Die Fortpflanzung geschieht durch Zoosporen von der oben beschriebenen Form (Fig. 18, *2*). Diese werden wieder zu Kugeln. An Stelle der Zoosporen treten Aplanosporen in die Erscheinung; das sind kugelige unbewegliche Zellen, welche in größerer Zahl in der Mutterzelle gebildet und dann durch Verschleimung frei werden (Fig. 18, *3*). Sie liefern alsbald Zellen, welche kurz eiförmig sind und wiederum Zoosporen entstehen lassen. Die Aplanosporen können aber auch — als Hypnosporen — ruhen, indem sie eine derbe Haut, Öl als Reservestoff usw. erhalten. Diese Hypnosporen lassen bei der Keimung zahlreiche Schwärmer entstehen, welche kopulieren und sich damit als Gameten erweisen. Die aus ihnen entstehenden Zygoten produzieren bei der Keimung direkt vegetative Zellen. So die Angaben Borzìs, die allerdings meines Wissens bislang nicht kontrolliert werden konnten.

Polychloris ist ähnlich, wenn auch etwas einfacher.

Nicht ganz ohne Bedenken erwähne ich hier auch Gardners Leuvenia. Die Schwärmer haben zwei ungleiche Geißeln, zwei Chromatophoren, keinen Augenfleck. Assimilat ist unbekannt. Die beweglichen Stadien können auch amöboid werden. Sie kommen später auf der Wasseroberfläche zur Ruhe — wohl wie Chromulina — und wachsen zu großen Kugeln mit vielen Chromatophoren und Kernen (bis zu 20) heran. Später entlassen sie meist viele Schwärmer. Außerdem kommen palmelloide Stadien zur Beobachtung.

Halosphaera, früher von Schmitz, Cleve, Gran studiert, wurde meistens zu den Protacoccales gerechnet, neuerdings aber hat zuerst Ostenfeld, dann Pascher sie wohl mit Recht den Heterocontae eingereiht. Die Alge lebt vorzugsweise in den wärmeren Meeren, dringt aber wohl auch überall in die kälteren vor. Es handelt sich um genau kugelige Zellen (Fig. 19, *1*), welche bis $1/2$ mm Durchmesser erreichen und oft in großen Schaaren schwebend die See bevölkern.

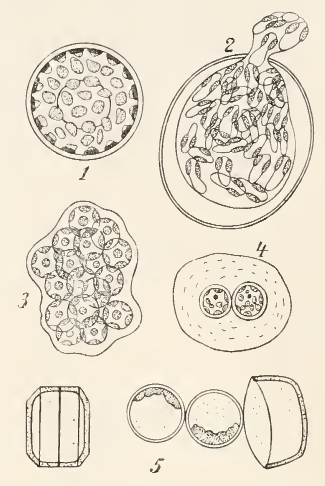


Fig. 18. *1—3 Botrydiopsis arrhiza* Borzi n. Borzi. *1* vegetative Zelle, *2* Schwärmerbildung, *3* Aplanosporen, *4 Chlorobotrys regularis* n. West aus Heering, *5* Cystenbildung bei ders. n. Bohlin.

Die jüngeren Zellen haben einen wandständigen Zellkern und zahlreiche mehr oder weniger eckige Chromatophorenplatten von gelbgrüner Farbe. Das alles liegt im Plasmabelag der Wandung an. Eine große Vakuole nimmt die Mitte ein. Die Membran besteht hauptsächlich aus Pektin, hat aber auch eine Einlagerung von Kieselsäure, sie ist aus zwei gleichen Schalen aufgebaut, die an ihren Rändern zusammenschließen. Wächst die Zelle, so werden die alten Schalen gesprengt, nachdem in ihrem Inneren neue entstanden waren, die ersteren bleiben häufig (Fig. 19, *2*) an den vergrößerten Zellen hängen.

Cleve, Ostenfeld, Gran, Pascher fanden die Bildung von Aplanosporen, besser wohl Cysten. In der Mutterzelle entstehen meist zahlreiche unbewegliche Zellen, welche durch Aufreißen der Schalen frei werden, und ihrerseits auch von Schalen umgeben sind.

Daneben entstehen Dauerzellen in Einzahl in jeder Zelle, indem sich der ganze Inhalt, wohl etwas geschrumpft, mit dicker Schalenhaut umgibt.

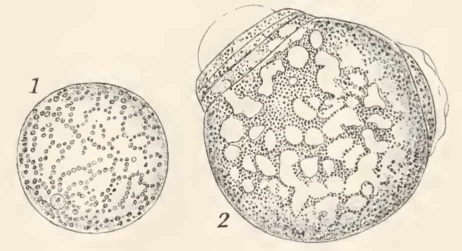


Fig. 19. *Halosphaera viridis* Schm. n. Gran u. Schmitz. *1* junge Kugel. *2* etwas ältere Zelle in Häutung begriffen.

Schmitz hatte eigenartige Schwärmer für Halosphaera beschrieben. Ostenfeld wie Pascher verneinen den Zusammenhang derselben mit Halosphaera, sie beschreiben kleine Schwärmer mit zwei ungleichlangen Geißeln und meist zwei Chromatophoren, welche leicht amöboide Bewegungen ausführen. Damit scheinen mir die Zweifel über die Zugehörigkeit zu den Heterocontae behoben.

Die kugeligen Zellen von Chlorobotrys (BOTLIN) [Fig. 18, *4*] sind ebenfalls gebaut wie die von Botrydiopsis, doch ist die Zellwand schwach verkieselt. Sie liegen zu 4—16 in einer gemeinsamen Gallerthülle und vermehren sich in dieser durch einfache Teilung nach den drei Richtungen des Raumes. Die größeren Kolonien zerfallen dann in mehrere kleinere. Zoosporen sind nicht bekannt, dagegen werden eigenartige Cysten beobachtet. Sie entstehen einzeln aus einer vegetativen Zelle durch Verdickung der Membran und Speicherung von Stoffen im Innern. Die Haut ist auch an den Cysten verkieselt und besteht zudem aus zwei Schalenhälften. Diese werden bei der Keimung gesprengt, es treten unbewegliche Zellen heraus, die man wohl als Aplanosporen ansprechen kann, und wachsen zu normalen Kugeln heran.

Das leitet hinüber zu PASCHERS Pseudotetraedron (Fig. 20). Die Zellen sind kurzzylindrisch, die Haut besteht aus zwei mit ihren Rändern übereinander greifenden Schalen, die an den Kanten lange Schwebeborsten tragen. Durch Häutung entsteht eine zweischalige runde Cyste. Weiteres ist nicht bekannt. Hierher auch Centritractus und vor allem Meringosphaera, die neben Cysten auch vier Autosporen (Aplanosporen) in jeder Zelle hervorbringt — wohl in Zusammenhang mit ihrem Leben im Plankton (SCHILLER, PASCHER).

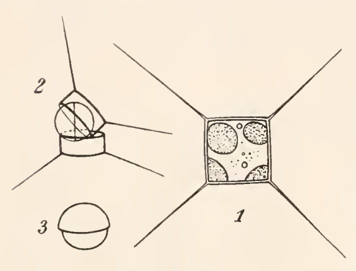


Fig. 20. *Pseudotetraëdron* n. PASCHER. *1* Vegetative Zelle. *2* Cyste aus der Mutterzelle austretend. *3* Zweiklappige Cyste.

Characiopsis, Chlorothecium und vielleicht auch Perionella gehören zusammen, es sind Formen, welche in der Jugend einzellig sind und mit einer Haftscheibe dem Substrat, meist anderen Algen, aufsitzen. Characium unter den grünen Algen bildet das Seitenstück zu ihnen.

Perionella ist durch GOBI und SERBINOW beschrieben, aber immer noch unzureichend bekannt, so daß ich nur auf diese Arbeiten hinweise. Chlorothecium und Characiopsis wurden in ihren entscheidenden Stadien bislang nur von BORZÌ beschrieben; es muß danach eine Bestätigung seiner Angaben abgewartet werden. Reinkulturen fehlen.

Chlorothecium bildet (Fig. 17) umgekehrt birnförmige bis keulenförmige Zellen (Fig. 17, *1*). In dem Maße als dieselben wachsen, teilen sie sich in eine ziemlich große Zahl von Zellen, welche sich abrunden und auch wohl noch weiter teilen (Fig. 17, *2*). Sie sind mit einer dünnen Zellmembran umgeben. In ihnen entstehen dann durch Teilung 2—4 Schwärmer. Diese werden frei, indem ein Deckel von der unteren Zellhälfte (Fig. 17, *3*) abgehoben wird, und dann wachsen sie direkt zu neuen Pflanzen heran. Dieselben Schwärmer können aber auch nach BORZÌ kopulieren (Fig. 17, *3*). Dann entstehen Hypnozygoten, welche nach längerer Ruhe keimen, indem sie wenige (meist zwei) Zoosporen produzieren (Fig. 17, *4*). Diese sprengen die zweischalige Hülle.

Characiopsis bildet auch keulenförmige Zellen. Der ganze Inhalt derselben wird, ohne voraufgehende Zellwandbildung, in ziemlich zahlreiche Zoosporen aufgelöst, welche direkt keimen und neue zoosporenbildende Individuen erzeugen. Die geschlechtliche Fortpflanzung entspricht derjenigen bei Chlorothecium in allen wesentlichen Punkten. Entstehung von Gameten aus abgerundeten membranumhüllten Zellen, Hypnozygoten usw. Die Trennung von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Schwärmern ist eine schärfere. Die beweglichen Zellen dieser Gattungen haben die übliche Heteroconten-Form.

Auffallend ist die Schalenhülle der Hypnozygoten. Könnten das nicht auch Cysten sein wie bei den früheren Gattungen?

Die Gattungen Ophiocytium und Sciadium werden neuerdings meistens in eine zusammengezogen. Ophiocytium im alten Sinne stellt mehr weniger gekrümmte, einseitig zugespitzte Zellen dar (Fig. 21, *1—4*), welche im Wasser schweben, die Vertreter von Sciadium sind zugespitzt, gerade und am spitzen Ende festgeheftet (Fig. 21, *7—9*). Die Einzelzellen werden häufig zu Kolonien verbunden, weil sich die Keime, welche aus der Mutterzelle austreten, an der Öffnung der leeren Zellhaut in Mehrzahl festsetzen und dann zu neuen Zellen auswachsen. Wenn der Vorgang sich mehrfach wiederholt (z. B. Fig. 21, *7*), entstehen Bäumchen wie bei Dinobryon Sertularia oder bei Actidesmium (Chlorophycee). Die Algen leben im süßen Wasser, sind vielfach Planktisten.

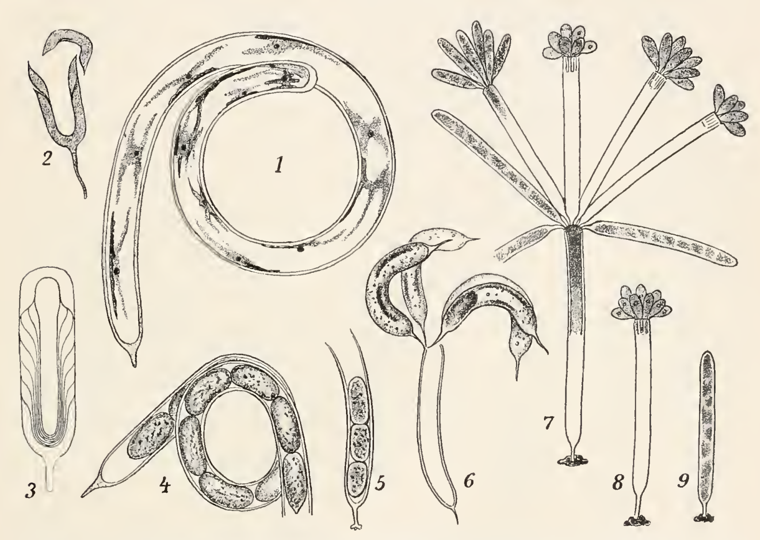


Fig. 21. *1—6 Ophiocytium* n. BOHLIN. *1* Verteilung der Kerne. *2, 3* Membran. *4—6* Bildung der Keime. *7—9 Sciadium Arbuscula* n. AL. BRAUN.

Die Zellwand der Ophiocytien (einschließlich der Sciadien) besteht schon im Jugendstadium aus ungleichen Hälften, dem unteren spitzen Teil und dem Deckel (Fig. 21, *2*). Wächst die Zelle in die Länge — eine Vergrößerung des Umfanges findet kaum statt —, so werden immer neue Membranstücke an die basale Hälfte angesetzt. Das sind scheinbar (Fig. 21, *2*) eingeschaltete Ringe, in Wirklichkeit „fingerlingartige" Stücke mit stark verdicktem Rande (Fig. 21, *3*).

Die Chromatophoren sind die üblichen, sie haben oft unregelmäßige Umrisse. Jede Zelle enthält mehrere Kerne, meistens liegt je einer vor einem Chromatophor (Fig. 21, *1*). Die Zellen entwickeln teils Zoo-, teils Aplanosporen, welche in einer Reihe voreinander liegen und nach dem Abspringen des Deckels frei werden (Fig. 21, *4, 5*). Die Form der Zoosporen scheint

mir noch nicht ganz geklärt zu sein, besonders über die Geißeln herrscht keine volle Klarheit.

3. Heterotrichales.

Die Confervales (Heterotrichales) werden repräsentiert durch Tribonema, Bumilleria und Monocilia. Bumilleria stellt freischwimmende Fäden dar, Conferva weist in der Regel eine kleine Haftscheibe an der Basis der unverzweigten Fäden auf, Monocilia hat nach GERNECK kriechende, verzweigte Fäden. Ebenso das noch recht unklare Aeronema polymorphum,

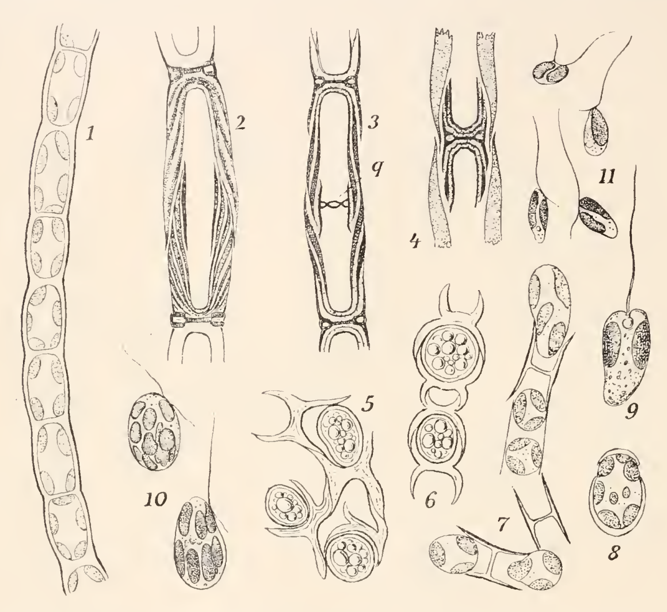


Fig. 22. *1* Vegetativer Faden von *Conferva bombycina* (Ag.) Lagerh. n. GAY. *2—4* Zellwandbildung von ders. n. BOHLIN (*q* Querwand). *5, 6* Aplanosporen (ausdauernd) von ders. n. GAY. *7, 8* Aplanosporen direkt keimend. *9* *Conferva minor*, Schwärmer n. KLEBS. *10* Schwärmer von *Conf. bombycina* n. LUTHER. *11* dieselben von *Botrydiopsis* n. LUTHER.

das SNOW beschreibt. Die Zellen haben die üblichen Chromatophoren, und einen, gelegentlich auch zwei Kerne. Die Teilung erfolgt immer senkrecht zur Längsachse der Fäden, doch zeigen die Membranen ein von anderen Algen abweichendes Verhalten. Bei Bumilleria teilt sich der Plasmaleib in zwei der alten Haut nur lose anliegende Teile, darauf umgeben sich diese allseitig mit einer neuen Haut, wachsen und sprengen die Muttermembran. Letztere reißt durch einen Ringriß etwa in der Mitte auseinander, die beiden Hälften werden durch die wachsenden Tochterzellen auseinander geschoben und sitzen diesen nur noch als Lappen auf. Der Zusammenhang des Fadens ist demnach nur ein sehr loser. Das erinnert an Halosphaera u. a.

Besonders ausgezeichnet ist weiterhin Tribonema durch die Struktur der Zellwand. Diese besteht nämlich aus zwei zylindrischen Stücken, welche

in der Mitte der Zelle diatomeenähnlich übereinander greifen (Fig. 22, *2*). Hier lösen sie sich auch leicht voneinander, z. B. wenn Zoosporen gebildet werden (Fig. 22, *7*). Da aber die korrespondierenden Hälften zweier benachbarter Zellen fest miteinander verbunden sind, so entstehen Doppelzylinder, welche im optischen Längsschnitte **H**-förmig erscheinen (Fig. 22, *7*). Jede Zellteilung liefert ein neues **H**-Stück. Es wird nämlich zunächst innen, dem Gürtelband anliegend, ein dünner glatter Membranzylinder gebildet (Fig. 22, *2*) und an diesen setzt die neue Querwand an (*q*, Fig. 22, *3*). Das anfänglich ziemlich kurze neue **H**-Stück wird nach beiden Seiten dadurch verlängert, daß neue Membranschichten innen an dasselbe angelagert werden (Fig. 22, *4*). Gleichzeitig wachsen die Zellen in die Länge und damit schieben sich die älteren Hautstücke auseinander und lassen auch das jüngere an die Oberfläche kommen. So erklärt sich das eigenartige Aussehen, welches den Tribonemawänden zukommt. Hinzugefügt muß noch werden, daß die Membranen der Conferva eine deutliche Schichtung besitzen, wie aus der Fig. 22, *2*, *3* leicht ersichtlich ist.

Die Fortpflanzung geschieht durch Zoosporen. Diese entstehen bei Tribonema zu eins bis zwei, wohl auch zu vier bis fünf in jeder Zelle und werden durch Aufreißen der **H**-Stücke frei (etwa wie Fig. 22, *7*). Bumilleria bildet zwei bis vier Schwärmer. Monocilia deren mehrere.

Die Keimung der Zoosporen ist sehr einfach. Bei Bumilleria umgibt sich die nackte Zelle mit Membran und wird zu einem neuen Faden, doch können schon ein- bis zweizellige Keimlinge unter Umständen neue Zoosporen erzeugen. Für Conferva gilt das gleiche, doch setzt sich hier der Schwärmer amöboid auf dem Substrat fest, das Hinterende wird Haftscheibe, das Vorderende Scheitel des jungen Fadens.

Bei einer nicht geringen Anzahl von Conferven herrscht eine unverkennbare Neigung zur Produktion unbeweglicher Zellen. Diese kann durch äußere Einflüsse gefördert werden. Daß jene Zellen weiter nichts als Hemmungsbildungen der Zoosporen (Aplanosporen) sind, scheint mir aus der Tatsache hervorzugehen, daß bei ihrer Bildung der Zellinhalt sich teilt, daß die einzelnen Teile sich kontrahieren und sich mit Membran umgeben, um später nach den für Zoosporen üblichen Modalitäten ausgestoßen zu werden (Fig. 22, *7*).

Übergänge zu solchen beschreibt Lagerheim. Der Zellinhalt rundete sich ab, die **H**-förmigen Hautstücke wichen auseinander und die Plasmamasse trat heraus, um sich für kurze Zeit amöboid zu bewegen, dann umgab sie sich mit Haut und trat in ein Ruhestadium ein.

Die Keimung solcher Aplanosporen erfolgt bei Conferva dadurch, daß der Inhalt unter einem mit Querriß abgesprengten Deckel hervortritt (Fig. 22, *8*) und zum Faden auswächst.

Als Aplanosporen darf man auch wohl Dauerzellen bezeichnen, welche Wille, Gay u. a. an Conferva bombycina und minor beobachteten. Hier schwellen die Fadenzellen fast kugelig auf, ohne daß eine Kontraktion des Inhalts bemerkbar wird. Später aber reißen die **H**-Stücke auf (Fig. 22, *5*, *6*), und deren kugeliger, mit Membran umgebener Inhalt tritt heraus, um nach längerer Ruhe direkt zu keimen. Etwas abweichende Angaben bei Schaarschmidt.

Daran schließen sich keulig anschwellende Dauerzellen von verschiedenen Conferven, und diese leiten wohl hinüber zu den sog. Psichohormium-Bildungen. Kurze Fadenstücke oder auch einzelne Zellen füllen sich mit Reservestoffen, erhalten eine derbe Membran und in diese erfolgen Einlagerungen von Eisen- und Kalkverbindungen. Solche Zellen, die mit Wille

Akineten genannt werden mögen, ertragen längere Ruhe. Unter geeigneten Bedingungen wachsen sie nach Vorstülpung der Quer-(Front-)wände zu neuen Fäden aus. An diesen ist dann die alte Akinetenmembran immer noch in Gestalt eines oder mehrerer brauner Ringe sichtbar.

Nicht selten ist bei Confervaceen ein einfacher Zerfall der Fäden in ihre Zellen; ein solcher ist speziell bei Bumilleria durch die ganze Struktur ja besonders erleichtert. Die Stücke können sofort wieder auswachsen.

Palmelloide Stadien werden für Conferva z. B. von SCHAARSCHMIDT erwähnt, scheinen mir aber noch im einzelnen nicht hinreichend klar gelegt.

Das Verhältnis der verschiedenen Fortpflanzungsmodalitäten zueinander variiert natürlich hier wie in anderen Fällen außerordentlich nach Spezies und äußeren Bedingungen, z. B. bilden Conferva bombycina u. a. neben reichlichen Schwärmern mäßig viele Aplanosporen. Bei anderen dürften die Aplanosporen (nach WILLE) überwiegen, und andere Spezies sind kaum je mit Zoosporen beobachtet.

Eine geschlechtliche Fortpflanzung ist für kaum eine Confervacee unbestritten nachgewiesen. BORZÌ gibt an, daß er bei Bodrydiopsis und Bumilleria zweiwimperige Gameten wahrgenommen habe, welche später Hypnozygoten lieferten. Allein KLEBS fand an dieser Gattung nichts derartiges, dagegen berichtet neuerdings SCHERFFEL, daß er bei Conferva-Schwärmern Kopulation beobachtet habe. Man wird hier wohl nochmals mit Hilfe zuverlässiger Kulturen vorgehen müssen.

Die äußeren Bedingungen der Fortpflanzung von Conferva sollen in dem allgemeinen Kapitel über solche Fragen behandelt werden. Hier sei nur betont, daß im Freien Verminderung oder völliger Verlust des Wassers Fadenzerfall, Akineten-, Aplanosporen-Bildung usw. herbeiführt, während reichliche Benetzung Zoosporen zu erzeugen pflegt.

4. Heterosiphonales.

Botrydiaceae.

Seit RAY im Jahre 1690 die heute als Botrydium granulatum Grev. bezeichnete Pflanze beschrieb, ist sie ganz ähnlich wie Conferva der Gegenstand irriger Angaben gewesen. Die Irrfahrten schienen durch die Arbeit von ROSTAFINSKI und WORONIN beendet, Botrydium erschien als ausgeprägter Typus eminent pleomorpher Pflanzen. Neuerdings aber zeigte KLEBS überzeugend, daß auch die beiden genannten Forscher auf falschen Pfaden wandelten, indem sie zwei Formen ineinander mengten, die nebeneinander vorzukommen pflegen. Mangelnde Reinkulturen, unzureichende Berücksichtigung der Chromatophoren usw. führten den Fehler herbei.

Heute unterscheiden wir scharf Protosiphon (eine Protococcoidee) und Botrydium. Nachdem nun ersteres aus dem Botrydium genannten Chaos ausgesondert ist, erscheint das eigentliche Botrydium granulatum verhältnismäßig einfach. Die Alge bildet jene berühmten bis 2 mm großen birnförmigen grünen Blasen, welche im Substrat (lehmige Teich- und Grabenränder, feuchtes Kulturland usw.) mit reich verzweigten Rhizoiden befestigt sind (Fig. 23, *1*). Die Blase wird gefüllt von Vakuolenflüssigkeit und diese umgibt ein Plasmawandbelag, der zahlreiche Kerne sowie zahlreiche linsen- bis spindelförmige Chromatophoren enthält. Wie immer in solchen Fällen liegen die letzteren weiter nach auswärts, die Kerne mehr nach innen im Plasma. Nach KLEBS haben die Chromatophoren in jungen Zellen Pyrenoide, später verschwinden diese. Die Kerne teilen sich mitotisch (WAGER).

Die großen Blasen werden u. a. durch Übergießen mit Wasser zu Zoosporangien. Der Plasmawandbelag ordnet sich netzig an wie bei Bryopsis (s. unten) und zerfällt dann in eine ungeheure Anzahl von Zoosporen, welche am Scheitel der Blase durch eine Öffnung austreten (Fig. 23, *2*). Die aufquellenden inneren Membranschichten scheinen dabei helfend einzugreifen. Die Zoosporen (Fig. 23, *4*) bilden durch Abrundung Sporen, welche längere Zeit ruhen können; aus ihnen erhielt Klebs in Nährsalzlösung nach 3 bis 4 Wochen Ruhe Schläuche, welche sich sogar unregelmäßig verzweigen,

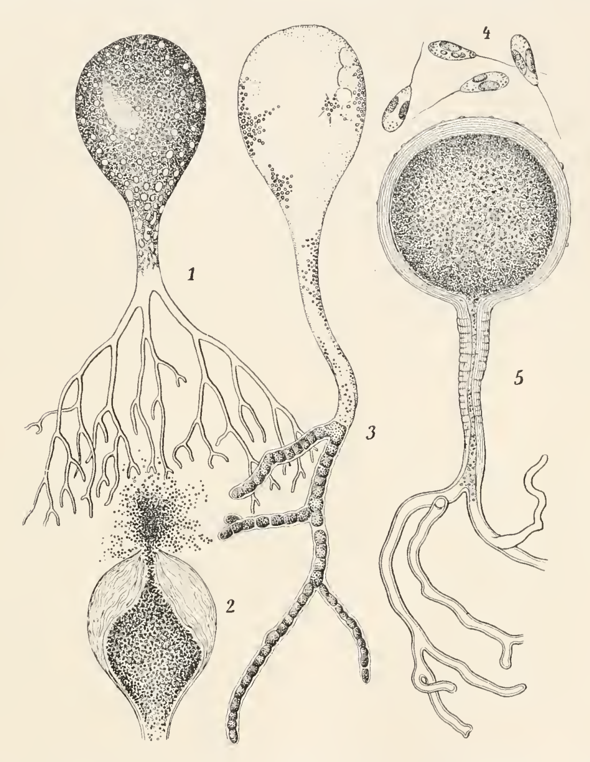


Fig. 23. *1—3 Botrydium granulatum* Rost. et Wor. n. Rostafinski u. Woronin. *1* Vegetative Pflanze. *2* Zoosporenbildung derselben. *3* Cystenbildung. *4* Einzelne Zoosporen. *5 Botrydium Wallrothii* Kütz. n. Rostafinski u. Woronin.

auch vereinzelt wieder Zoosporen bilden konnten. Auf feuchtem Lehm erzog Klebs aus den Zoosporen normale Pflanzen.

Dieser Entwicklungszyklus wird noch durch Nebenfruchtformen unter gewissen Bedingungen erweitert.

Bei starker Besonnung und damit verbundener Austrocknung des Bodens wandert fast das gesamte Plasma in die Wurzelfortsätze und sondert sich dort in Portionen, die sich mit Membran umgeben (Fig. 23, *3*). Jede der so entstandenen Massen dürfte mehrere Kerne enthalten, man wird sie

am besten als Cysten oder auch, da sie längere Zeit ruhen können, als Hypnocysten bezeichnen.

Bei geeigneter Behandlung wachsen jene Cysten direkt zu einem Pflänzchen aus, sie können aber auch durch Übergießen mit viel Wasser zur Bildung von Zoosporen gebracht werden, welche dann ihrerseits große Blasen liefern.

Als zweite Art gehört der Gattung Botrydium an das B. Wallrothi Kütz. (Fig. 23, *5*). Dasselbe wurde von Rostafinski und Woronin sowie auch noch von Klebs für das Hypnosporangium von B. granulatum gehalten. Iwanoff zeigte jedoch, daß eine besondere Spezies vorliege, ausgezeichnet durch die derbe geschichtete Membran und den ungemein dichten Inhalt. Diese Art verträgt Trockenheit ohne weiteres und bildet bei Benetzung Zoosporen.

Iwanoff glaubt, daß die Gebilde, welche wir Zoosporen nannten, kopulieren können. Doch ist die Sache noch keineswegs sicher.

Wager gibt für Botrydium granulatum einen etwas abweichenden Entwicklungsgang an. Da Bilder fehlen, übersehe ich die Dinge nicht ganz. Nach Janet ballt sich ein erheblicher Teil des in der Blase enthaltenen Plasmas zu einer großen Cyste, welche sich mit Haut umgibt. Der Rest des Blaseninhaltes degeneriert. Die Cyste ist mit Membran umgeben, wächst und bildet zahlreiche Gameten, welche unter Verquellung der Haut austreten. Auch diese Angaben sind mir nicht in allen Einzelheiten klar.

III. Cryptomonadales.

Diese Gruppe stellt, wie manche unter den Flagellaten, noch immer ein Schmerzenskind dar. Da sie zu pflanzlichen Organismen wohl nur lockere Beziehungen hat, behandele ich sie kurz unter Hinweis auf die Arbeiten von BÜTSCHLI, KLEBS, DANGEARD, SENN, SCHERFFEL, PASCHER. Letzterer gab auch eine Zusammenstellung der Gattungen und Arten.

Die Angehörigen unserer Abteilung sind nicht mehr radiär gebaut, sie sind vielmehr von der Seite zusammengedrückt und werden dadurch dorsiventral. Furchen- oder schlundartige Vertiefungen an der Geißelbasis zeichnen fast alle aus.

Die Färbung ist außerordentlich verschieden. Braune, braunrote Töne herrschen vor, doch haben wir auch grüne, olivgrüne, blaugrüne Töne zu verzeichnen. Natürlich decken verschiedene Farbstoffe in wechselnder Menge das Chlorophyll. Mehr ist kaum zu sagen, Namen lohnen sich nicht.

1. Nephroselmidaceae.

Nephroselmis olivacea Stein, von PASCHER als Sennia bezeichnet, wurde von SENN neuerdings beschrieben. Die Zellen haben (Fig. 24, *4*) eine abgeflacht bohnen- oder nierenförmige Gestalt; sie tragen in der seichten Vertiefung das etwas ungleiche Geißelpaar. Die Zelle kann kriechen. Dann liegt das farblose geißeltragende Ende der Unterlage auf, die Zelle wackelt nach rechts und links und dabei kommt die Abflachung der Zelle hübsch zum Vorschein. Häufiger ist eine Bewegung frei durchs Wasser. Die Zelle geht dann mit dem in Fig. 24, *4* durch den Pfeil bezeichneten Ende voran, die kürzere Geißel zeigt nach vorn, die längere dient als Schleppgeißel. Daneben können noch hüpfende Bewegungen zustandekommen. Die Zelle hat eine nicht aus Zellulose bestehende Hülle, sie besitzt ein annähernd becherförmiges Chromatophor von olivgrüner Färbung, in dessen Mitte liegt ein Pyrenoid mit dicker Stärkehülle. In der Becherhöhlung sieht man den Zellkern, unter der Geißelbasis eine Vakuole. So SENN. PASCHER deutet die Dinge etwas anders. Die Vermehrung erfolgt durch Längsteilung, die Trennungsebene führt von der Geißelbasis zum entgegengesetzten Ende der Zelle. Bezüglich anderer Nephroselmisformen s. PASCHER.

PASCHERS Protochrysis ist etwas weiter vorgeschritten. Auch ihre Zellen sind nierenförmig (Fig. 24, *3*), doch ist die in der Bewegung nach vorn gerichtete Hälfte meist etwas größer und auch ein wenig anders geformt. Die Geißeln stehen wieder in der Vertiefung der Vorderseite, sie haben ein Basalkorn und arbeiten im wesentlichen wie bei Sennia. Die Bewegung erfolgt unter Schaukeln nach den beiden Flanken hin. Von der Geißelbasis zieht sich beiderseits der abgeflachten Zelle eine flach schraubig gekrümmte

Furche gegen die Rückenseite, ohne freilich diese ganz zu erreichen. In der Furche liegen reihenweise stark lichtbrechende Körper (Fig. 24, *3*). Ein Augenfleck liegt nahe der Geißelbasis. Zwei wandständige Chromatophoren umkleiden fast die ganze Zelle, sie sind gelbbraun bis bräunlichgrün. Assimilationsprodukt ist wohl ein stärkeähnlicher Körper; jedenfalls finden sich Scheibchen, die bei Jodzusatz rotviolett werden.

Die Zellen können unter Abrundung und Umhüllung mit Gallerthaut zu wenigzelligen Kolonien werden.

2. Cryptochrysidaceae.

Pascher faßt unter dem Namen Cryptochrysis (Pascher), Rhodomonas (Karsten, Pascher u. Ruttner), Chroomonas (Hangirg), Cyanomonas (Cryptoglena Davis s. a. Schüler), Wysotzkia (Wysotzki, Senn), und endlich die Zooxanthellen zusammen, die er, wie mir scheint, unnötig Chrysidella nennt. Es handelt sich sowohl um Süß- als um Seewasserbewohner, die auch unsaubere Lokalitäten nicht verschmähen. Die Zo-

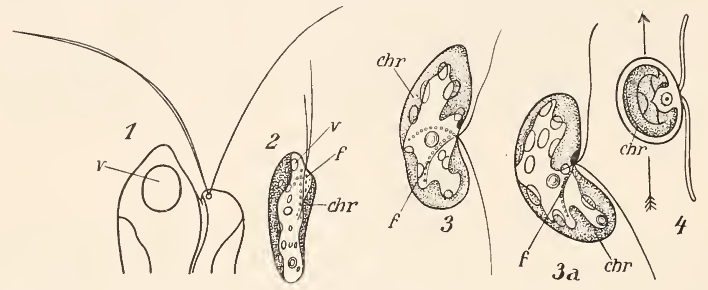


Fig. 24. *1, 2 Cryptochrysis commutata* n. Pascher. *3 Protochrysis* n. Pascher. *4 Nephroselmis olivacea* n. Senn. *v* Vakuole, *f* Furche, *chr* Chromatophor.

oxanthellen leben in Radiolarien, Rhizopoden, Foraminiferen und in mancherlei anderen Organismen, wie später noch besprochen werden soll. Brandt und vorher schon Cienkowski, dann Schaudinn, Winter u. a. haben diese Dinge beschrieben (vgl. Fig. 26).

Der Typus aller Gattungen ist folgender: Die Zellen lassen ein schräg abgestutztes Vorderende erkennen und ein gerundetes Hinterende. Sie sind, wie so oft, von der Seite her flach gedrückt, und so unterscheidet man eine mehr gewölbte Rücken- und eine flachere Bauchseite. Das Vorderende trägt in der Nähe einer Einkerbung (Fig. 24, *2*) die Geißeln, welche auch hier in Länge und Bau etwas verschieden sind. Sie gehen bei der Bewegung im allgemeinen voran. Die Zelle dreht sich um ihre Achse und schraubt sich in lang gezogenen Windungen durchs Wasser. Gelegentlich kommen hüpfende Bewegungen zustande.

Die erwähnte Einkerbung bedeutet nichts anderes als eine Furche, welche in der Nähe der Geißelbasis am Vorderende beginnt und auf der einen Flanke bis über die Zellmitte nach rückwärts verläuft. So wird die ganze Zelle unsymmetrisch. Wie bei den Nephroselmiden ist die Furche von stark lichtbrechenden Körperchen umsäumt (Fig. 24, *2*), die als Trichocysten bezeichnet werden (s. unten).

Der Körper der Zelle hat meist eine mehr weniger derbe Hautschicht. Amöboide oder umfangreichere metabolische Bewegungen sind nicht vorhanden.

Am Vorderende ist die Dorsalseite ein wenig vorgezogen und in ihr liegen eine oder mehrere Vakuolen (Fig. 24, *2*, *3*), welche pulsierend in die Furche münden (s. PASCHER).

Die Chromatophoren findet man meistens in Ein- oder Zweizahl als ziemlich große, oft gekerbte Platten nahe der Peripherie der Zelle (Fig. 24, *2*), bei Cyanomonas sind es gerundete Scheiben in Mehrzahl (Fig. 25). Die Färbung ist, wie schon die Namen sagen, sehr wechselnd. Ein Augenfleck ist am Vorderende vielfach vorhanden, aber nicht überall nachgewiesen.

Der Kern liegt ziemlich weit nach hinten, die Zoologen bezeichnen ihn als Karyosomkern.

Die Assimilationsprodukte bzw. Reservestoffe stellen Plättchen oder bei Zooxanthella Kügelchen dar, welche mit Jod eine rot- oder blauviolette Färbung besonders an solchen Exemplaren annehmen, welche vorher eine intensive Beleuchtung erfahren hatten. An verdunkelten Individuen ist nach BRANDT die Reaktion viel schwächer. Doppelbrechend sind die Körperchen nach mehreren Forschern. Somit läge normale Stärke kaum vor, und dann sagt man „Amyloid". Indes fand WINTER Doppelbrechung bei Cryptomonas (Zooxanthella) Schaudinni und DANGEARD spricht auf Grund der Reaktionen auch bei Rhodomonas von Stärke. Schon diese Befunde hindern eine Vereinigung der Zooxanthellen mit den Hymenomonaden, die früher gelegentlich angestrebt, aber schon von BÜTSCHLI bekämpft wurde.



Fig. 25. *Cyanomonas (Cryptoglena) americana* n. DAVIS. *1* Palmelloide, *2* bewegliche Stadien.

Die Assimilate liegen oft in Form einer Hülle, die meist zweischalig ist, um einen farblosen Körper, der dann als Pyrenoid bezeichnet wird. Ob dieser Name gerechtfertigt sei, ist mir zweifelhaft; sind doch jene Körper von den Chromatophoren völlig getrennt.

Die Vermehrung erfolgt durch Längsteilung, meist im beweglichen Zustand, die Trennungsebene fällt annähernd mit der Mediane der dorsiventralen Zelle zusammen. Cyanomonas führt ihre Zellen in ein Ruhestadium über (Fig. 25), in welchem sie eine Membran erhalten und sich mit Schleim umgeben, ohne daß sie ihre Form wesentlich einbüßten. Nach mehr oder weniger häufig wiederholter Längsteilung gehen diese palmelloiden Zellen wieder in den beweglichen Zustand über. Ähnlich bilden die Zooxanthellen, in kleinen Wassermassen isoliert, kugelige Zellen (Fig. 26) mit normaler Zellulosewand, welche durch wiederholte Teilung palmelloide Haufen erstehen lassen. Bei reichlicher Wasserzufuhr schlüpfen aus diesen wieder Schwärmzellen aus.

In unsere Gruppe kann man die von SCHERFFEL beschriebene Pleuromastix rechnen — trotz mancher Abweichungen. Der Flagellat ist dorsi-

ventral und von der Seite etwas zusammengedrückt. Die Bauchseite ist rinnenförmig vertieft, aus der Rinne entspringt die einzige Geißel. Das

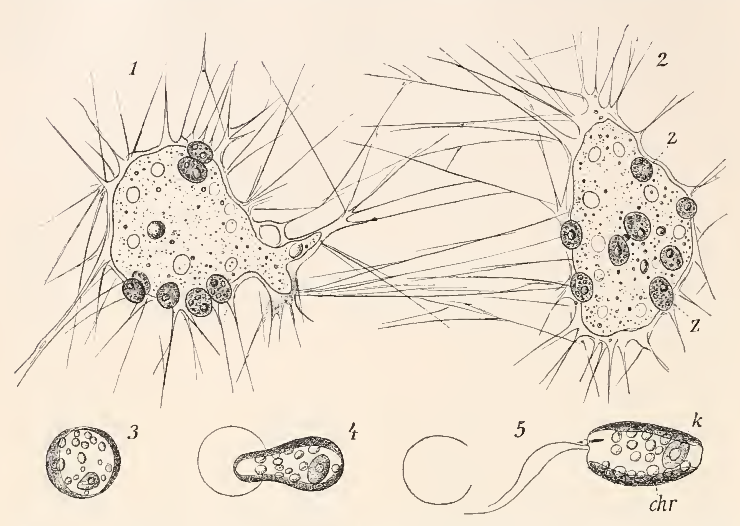


Fig. 26 n. Brandt. *1, 2 Collozoon inerme* mit *Zooxanthellen (Z)*. *3—5* Unbewegliche und bewegliche *Zooxanthellen*.

Vorderende ist schräg abgestutzt. In der Rinne liegen Trichocysten. Ein braunes Chromatophor ist sichtbar, Assimilate sind Öl und wohl auch Leukosin. Dieser Befund kann natürlich Zweifel bezüglich der Zugehörigkeit erwecken.

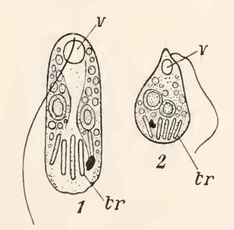


Fig. 27. *Monomastix* n. Scherffel. *tr* Trichocysten.

Scherffel hat noch einen interessanten Organismus beschrieben, der eventuell als Verbindungsglied verschiedener Gruppen bedeutungsvoll werden könnte. Ich erwähne ihn hier, ohne damit einen Platz im System festlegen zu wollen.

Monomastix (Fig. 27) hat einen länglichen, nackten Körper, der vorne schräg abgestutzt und leicht eingedrückt ist. In dieser Einsenkung entspringt die einzige Geißel. Am Vorderende liegt eine Vakuole. Zwei Chromatophoren sitzen seitlich und führen je ein mit Stärke umhülltes Pyrenoid. Am Hinterende liegen Trichocysten, d. h. Stäbchen, welche nach Scherffel aus Pektose bestehen (s. unten). Vermehrung durch Teilung in der Bewegung.

3. Phaeocapsaceae.

Unter diesem Namen mag eine Anzahl von Gattungen zusammengefaßt werden, welche meist braun gefärbte Zellen durch Gallerte zu bestimmt geformten Lagern usw. vereinigen. Ob diese Zellen überall gleich gebaut seien, steht noch

keineswegs fest. Aber ich weiß auch vorläufig keinen besseren Platz, nachdem SCHERFFEL, PASCHER u. a. sie hierher gebracht.

Unzweifelhaft an Cyanomonas anschließen muß man Phaeococcus, dessen eine Art von BORZÌ, dessen andere von REINISCH studiert wurde. Der vom letzteren behandelte Phaeococcus marinus bildet braune Zellen, welche, durch Gallerte zusammengehalten, palmelloide Haufen bilden (Fig. 28, *1*). Die Zellen sind gerundet, sie vermehren sich durch Längsteilung; durch Wiederholung derselben kommen vielfach Vierergruppen zustande. So verbringt der Organismus die Hauptzeit seines Lebens. Die ruhenden Zellen können aber auch aus den Hüllen ausschlüpfen und stellen dann die in Fig. 28, *2* wiedergegebenen Zellen dar, die ganz mit Cryptochrysis u. a. übereinstimmen. Die Hülle um das sogenannte Pyrenoid gibt hier keine Stärkereaktion. BORZÌs Phaeococcus Clementi lebt auf dem Lande (feucht), für diesen gibt der Autor eine geschlechtliche Fortpflanzung an. Die ruhenden Zellen vergrößern sich und teilen sich oft derart, daß zwei- bis dreizellige fadenartige Körper entstehen. Die vergrößerten Zellen bilden dann zahlreiche Schwärmer mit etwas seitlich inserierten Geißeln (Fig. 29), welche sich nach dem Austritt aus der Mutterzelle paarweise vereinigen. Sie sind danach Gameten und die aus ihnen gebildeten Zygoten keimen nach BORZÌ alsbald.

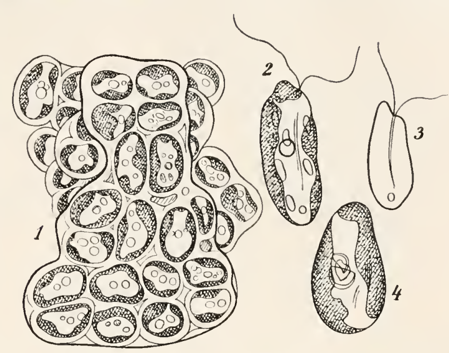
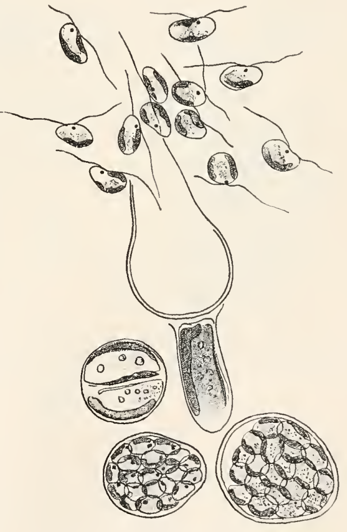


Fig. 28. *Phaeococcus marinus* n. REINISCH.

Phaeocystis Poucheti bildet nach LAGERHEIM stark gelappte Blasen (Fig. 30, *1*), welche im Innern Flüssigkeit, an der Peripherie mäßig dicke Gallerte führen. Dieser Gallerte sind braungelbe Zellen häufig in Gruppen eingelagert. Die Zellen besitzen keine besondere Wand, sie führen meist 4 Chromatophoren (Fig. 7, *2*), Leukosin usw. Die Vermehrung erfolgt durch Loslösen ganzer Lappen von der Gallertmasse, oder aber dadurch, daß die ruhenden Zellen in zwei Teile zerfallen, deren jeder dann mit zwei gleich langen Wimpern versehen ausschlüpft, um einer neuen Kolonie den Ursprung zu geben. Die Wimpern sitzen dem Vorderende des Schwärmers nahe an dessen Spitze auf. Sie sind etwas verschieden gerichtet (Fig. 30, *4*).


Fig. 29. *Phaeococcus Clementi Borzi* n. BORZI.

Phaeocystis Poucheti beherrscht zeitweilig das Plankton besonders der nordischen Meere, Phaeocystis globosa Scherffel kommt im Frühjahr sehr reich-

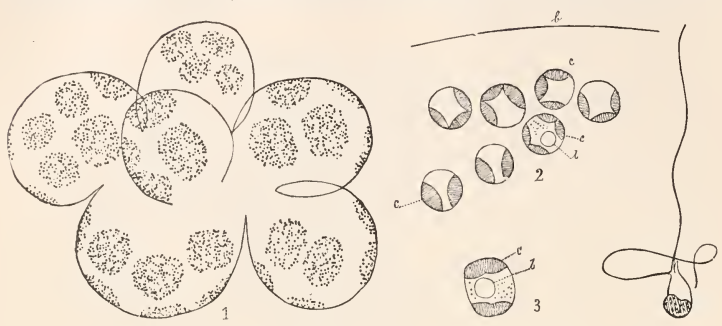


Fig. 30. *Phaeocystis Poucheti* Lag. (Kopie SENN.) *1* Gelappte Kolonie n. LAGERHEIM. *2, 3* Einzelne Zellen n. LAGERHEIM. *4* Schwärmer n. POUCHET. *c* Chromatophoren. *l* Leukosin.

lich um Helgoland vor. Ob diese Art direkt zur Gattung Phaeocystis zu zählen sei, darf man wohl mit SENN bezweifeln. Die Gallertkolonien sind kugelig, die Vermehrung erfolgt auch durch Schwärmer, welche in größerer Zahl in einer Zelle gebildet werden dürften. Aber der Bau der Schwärmer weicht von demjenigen der Ph. Poucheti ab, die Chromatophoren sitzen ganz am Vorderende, die Geißeln sind in einer Einbuchtung inseriert, und zudem gibt SCHERFFEL neben zwei langen eine kleine Nebengeißel an. Weitere Untersuchungen müssen Klarheit schaffen.

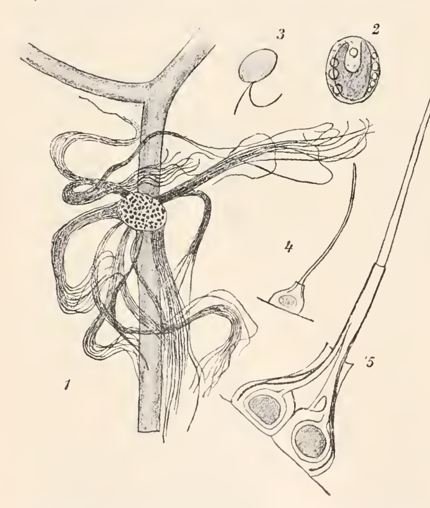


Fig. 31. *Naegeliella flagellifera* Corr. n. CORRENS. (Kopie SENN.) *1* Kolonie auf Cladophora. *2* Einzelzelle. *3* Schwärmer. *4, 5* Ein- resp. mehrzellige Kolonie von der Seite.

Naegeliella flagellifera Correns findet sich auf Süßwasser-Cladophoren festgeheftet. Sie bildet ein- oder wenigschichtige Scheiben oder Polster (Fig. 31, *1*), die mit dicker Gallerte bedeckt sind. Die Zellen selbst haben ein gelapptes und gebogenes Chromatophor (Fig. 31, *2*), welches nach CORRENS Diatomin enthält. Sie führen Öl als Reservesubstanz und weichen zweifellos dadurch und vielleicht auch durch den Farbstoff von den vorher erwähnten Gattungen ab.

Jede vegetative Zelle kann als Schwärmer ausschlüpfen und einer neuen Scheibe den Ursprung geben. Die Geißeln der Schwärmer sitzen am Vorderende, sind aber ein wenig auf die Seite gerückt (Fig. 31, *3*).

Andere Fortpflanzungsmodi sind nicht bekannt.

Der Organismus besitzt noch riesige Borsten, welche zu Büscheln vereinigt sind. Dieselben bestehen nur aus Gallerte, führen kein Plasma (vgl. Tetrasporeen).

Phaeothamnion Lagerh. bildet nach Lagerheim und Borzì auf Cladophoren des Süßwassers mäßig verzweigte Büschlein (Fig. 32, *1*). Die Zellen enthalten im allgemeinen ein Plattenchromatophor, das nach Lagerheim Phycoxanthin enthält, doch ist diese Angabe kaum ganz sicher.

Schwärmer (Zoosporen) entstehen einzeln oder zu zweit in beliebigen Zellen, sie treten durch eine seitliche Öffnung (Fig. 32, *1*) aus und sind nach Lagerheim zeitweilig von einer Blase eingeschlossen. Lagerheim schreibt ihnen zwei gleichlange Geißeln zu, Borzì aber findet, daß diese Organe etwas ungleich und auch verschieden gerichtet sind. Borzì fand einen Augenfleck, Lagerheim nicht. Beide geben ein Chromatophor an, wenigstens in den meisten Fällen.

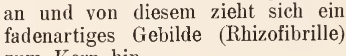
Die das Fadensystem aufbauenden zylindrischen Zellen können sich unter Verquellung der Membranen abrunden, sich auch in diesem Stadium (Fig. 32, *2*) wohl noch weiter teilen, und dann geben sie nach Borzì je 2—4 Schwärmern den Ursprung (Fig. 32, *3*), welche meist etwas kleiner sind, als die zuvor erwähnten. Borzì schildert die paarweise Vereinigung dieser Schwärmer. Man hätte es danach mit Gameten zu tun und nach Borzì würden die aus letzteren gebildeten Zygoten direkt keimen. Nach Betrachtung der Borzìschen Bilder kann ich bezüglich der letzten Angaben gewisse Zweifel nicht unterdrücken und empfehle Nachprüfung.

Fig. 32. *Phaeothamnion confervicolum* Lagerh. n. Borzì. *1* Kleine Pflanze, Zoosporen bildend. *2* Pflänzchen nach Abrundung der Zellen. *3* Bildung von „Gameten".

Auf Gloeothamnion Cienkowski und Pulvinaria Reinhard weise ich nur hin, sie gehören wohl hierher, sind aber nicht genau genug untersucht.

4. Cryptomonadacae.

Hierher rechnet man Cryptomonas, Chilomonas, Cyathomonas, Gattungen, welche von Bütschli, Dangeard, Senn, Fisch, Prowazek, Uhlela, Kunstler und Gineste wie von anderen bearbeitet wurden. Es handelt sich um weiter entwickelte Cryptochrysideen, denn die Furche — auch hier vorhanden — geht am Vorderende der Zelle (median) in eine Vertiefung über, welche sich röhren- oder schlundähnlich weit in den Leib der Zelle hinein erstreckt (Fig. 33, *1*). Zumal der untere Teil des Schlundes ist mit Körnchen oder Stäbchen ausgekleidet, welche man Trichocysten nannte, weil sie bei Verletzungen oder bei Reizung der Zellen aus dem Schlund rasch hervortreten und dabei eigenartige lange Fäden bilden. Die Körnchen in den Furchen der Cryptochrysideen sind offenbar ähnlich. Die Geißeln sind wiederum ungleich, bandförmig und an der Spitze etwas anders gebaut als an den unteren Teilen. Sie sitzen einem Basalkern (Fig. 33, *1*) an und von diesem zieht sich ein fadenartiges Gebilde (Rhizofibrille) zum Kern hin.



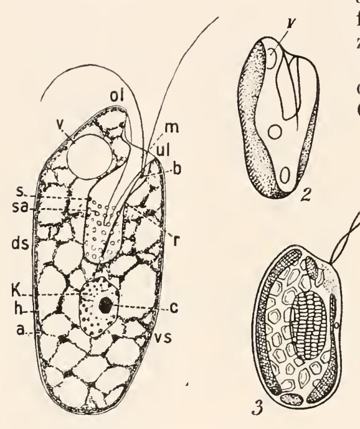


Fig. 33. *1 Chilomonas Paramaecium* n. Uhlela. *2 Cryptomonas erosa* n. Pascher. *3 Cryptomonas ovata* n. Senn. *ds* Dorsalseite, *vs* Ventralseite, *h* Hautschicht, *ol* Oberlippe, *ul* Unterlippe, *m* Mundöffnung, *s* Schlund, *b* Basalkorn, *sa* Schlundauskleidung, *r* Rhizofibrille, *k* Kern, *c* Karyosom, *a* Alveolarschicht, *st* Stärke, *nv* Nahrungsvakuole, *mr* Mundring.

Im übrigen gleicht fast alles den oben beschriebenen einfacheren Gattungen. Bei Cryptomonas liegen zwei Chromatophoren dicht unter der Hautschicht, und diesen liegen (vgl. Senn) plattenförmige Stärkekörner, die gegeneinander kantig abgegrenzt sind, auf der Innenseite an. Sie haben eine Struktur, welche wohl an diejenige der Zooxanthellen erinnert. Dangeard erwähnt von den Farbkörpern getrennte Pyrenoide, welche von Stärke umhüllt sind. Chilomonas und Cyathomonas sind im wesentlichen gebaut wie Cryptomonas, haben aber keine Chromatophoren mehr, sie müssen sich deshalb heterotroph ernähren. Chilomonas ist saprophytisch, bildet auch noch Stärkekörner, Cyathomonas nimmt Bakterien, Algen usw. durch den Schlund auf. Stärkebildung ist nicht mehr nachzuweisen.

Die Kerne gleichen im wesentlichen denen der Chrysomonaden. Das Karyosom soll auch hier zur Spindelbildung verwandt werden. Uhlehla bezweifelt das.

Die farblosen Formen sind Seitenstücke zu Monas- und Oicomonas-Arten auf der einen, zu Polytoma auf der anderen Seite.

Die Vermehrung erfolgt durch Längsteilung, Schlund und Vakuolen werden dabei zerlegt und später entsprechend regeneriert. Das Geißelpaar geht auf eine Tochterzelle über, die andere bildet es neu.

Cysten können gebildet werden, indem der Zelleib sich kontrahiert und sich dann mit einer starken Haut umgibt. Der alte Periplast bleibt als

Hülle erhalten. Später wird die Haut gesprengt und ein Schwärmer tritt heraus. Die ruhenden Zellen können sich mehrfach teilen und von geschachtelten Gallertmassen umhüllt werden. Später liefern auch sie wieder bewegliche Zellen.

Die Verwandtschaft der Cryptomonaden ist nicht so ganz klar. Von den Chrysomonaden unterscheiden sie sich nicht bloß durch den ganzen Zellenbau, sondern auch durch die Farbstoffe und die Assimilate, trotzdem möchte man sie am liebsten als Fortentwicklung dieser Reihe betrachten; um so mehr, als SCHERFFEL bereits bei Ochromonas, Oicomonas u. a. eine leichte Furchenbildung nachwies. Pleuromastix könnte den Übergang vermitteln.

Die Phaeocapsaceen sind dann Übergänge von Flagellaten zu Algen. Sie ragen in diese Gruppe mit Phaeothamnion usw. unzweifelhaft hinein, ob sie aber sich in Gestalt der Ectocarpeen weit in diese fortsetzen, ist mir mit vielen Forschern zweifelhaft. Andere allerdings, z. B. SCHERFFEL, glauben, hier eine Brücke gefunden zu haben. Mir scheint, der Bau der beweglichen Zellen sei in der hier behandelten Familie so wesentlich von den Zoosporen und Gameten der Braunalgen verschieden, daß man an eine Verbindung nicht denken dürfe.

Vermuten könnte man auch Beziehungen zu den niedersten Volvokalen. SENN möchte Nephroselmis olivacea (Sennia) als eine Chlamydomonade betrachten, die ihre Symmetrieebene verändert hat und SCHERFFEL will Monomastix den Polyblepharideen nähern. Das alles läßt sich wohl hören, ist aber einstweilen so wenig zu beweisen wie PASCHERS Meinung, wonach Monomastix den Cryptomonaden zuzuzählen sei. Mir scheint, es könnten wohl bei der intensiven Bearbeitung, welche die Flagellaten heute erfahren, noch weitere Zwischenstufen gefunden werden. Man wird also abwarten und hier vielleicht betonen dürfen, daß Sennia und Protochrysis, ferner Monomastix und Pleuromastix heterogene Formen und deshalb Fremdkörper in der Gruppe der Cryptomonaden sind.

Chloromonadineae.

Unter obigem Namen faßt man meistens einige Gattungen zusammen, welche in ihren Verwandtschaftsbeziehungen wenig klar, sich durch eine „maigrüne“ Färbung der Chromatophoren auszeichnen; eine Nüance, die weder mit dem Gelbgrün der Heteracontae noch mit dem reinen Grün der Chlamydomonaden übereinstimmt. Durch Behandlung mit Salzsäure usw. werden sie blaugrün. Als Assimilat tritt niemals Stärke, sondern fettes Öl auf.

Sie wurden von CIENKOWSKY, BÜTSCHLI, KLEBS, LAUTERBORN, IWANOFF u. a. untersucht, bei SENN und PASCHER finden wir eine Zusammenstellung.

Als Typus mag Vacuolaria gelten.

Der Körper ist lang ei- oder birnförmig, er trägt am Vorderende eine kleine Vertiefung; aus dem Grunde derselben entspringen die beiden Geißeln, deren eine vorwärts gerichtet ist, während die andere, wellig gebogen, nach rückwärts zeigt (Fig. 34). Die Zelle ist von einem ziemlich derben Periplasten umgeben, welcher durch Chlorzinkjod gelb und außerdem runzelig wird. Im Vorderende findet sich ein System pulsierender Vakuolen; Zellkern und zahlreiche Linsen-Chromatophoren liegen ähnlich wie bei Chloramoeba.

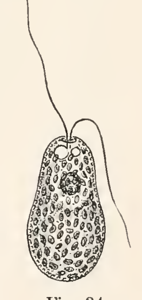


Fig. 34. *Vacuolaria virescens* n. SENN.

Die Vacuolarien können metabolische Bewegungen ausführen, und im Zusammenhang mit solchen kommt es leicht zu Gallertausscheidungen, besonders

dann, wenn äußere Reize einwirken. KLEBS z. B. beschreibt reichliche Gallertbildung bei Zusatz von verdünnten Farbstofflösungen.

Gallert, häufig geschichtet, wird auch massenhaft entwickelt, wenn die Zellen sich abrunden und zur Ruhe kommen. In diesem Stadium findet auch Teilung statt und es entstehen Kolonien, welche indes niemals sehr groß werden. Jede ruhende Zelle kann später wieder in den beweglichen Zustand direkt übergehen.

Die Dauerzellen, welche mehrfach beobachtet wurden, bieten nichts Besonderes.

Bei Trentonia sind die Zellen stark zusammengedrückt, vorn schräg abgestutzt und mit einer leichten Einsenkung versehen, in welcher die zwei Geißeln sitzen, von welchen auch die eine nach vorn, die andere nach hinten zeigt. Gonyostomum ist ähnlich. Beide Gattungen haben am Vorderende eine große Vakuole von der Form eines breiten Kegels (sie erscheint im Schnitt dreiseitig), diese mündet mit einem Kanal nach außen. Sie ist selber nicht kontraktil, steht aber mit pulsierenden Vakuolen in Verbindung, die wohl in sie einmünden. Die Sache erinnert an Euglenen und an Peridineen.

Thaumatomastix ist besonders durch abgeflachte Zellen ausgezeichnet, welche auf der Bauchseite verzweigte Pseudopodien entsenden. Auch hier haben wir ein kompliziertes Vakuolensystem und zahlreiche kleine Chromatophoren.

Gewisse Beziehungen zu den Euglenen, wie auch zu den Cryptomonaden scheinen mir deutlich zu sein, ob sie wirkliche Verwandtschaft bedingen, ist mir unklar, wie anderen Forschern auch.

IV. Euglenaceae.

Die Euglenen kann man kaum zu den Algen rechnen. Da sie außerdem keine direkten Übergänge von den Flagellaten zu jenen bilden, mag eine kurze Wiedergabe des Bekannten auf Grund der Arbeiten von Bütschli, Klebs, Senn, Dangeard, Hamburger, Ternetz, Tschenzoff, Schüssler, Haase, Lemmermann u. a. genügen, und zwar begnügen wir uns im wesentlichen mit der Gatttung Euglena.

Die Zelle derselben ist länglich, spindelförmig usw., nicht selten seitlich flach gedrückt. Viele Arten zeigen ziemlich energische Metabolie, mit Vorliebe runden sie sich kugelig ab, doch gibt es alle Übergänge zu starren Formen.

Der Plasmaleib ist in eine mehr oder weniger derbe Haut oder Hülle (Pellicula) eingeschlossen, welche nicht aus Zellulose besteht. Sie wird (Klebs, Hamburger) aus Eiweißstoffen oder etwas ähnlichem aufgebaut. Vorhanden sind mindestens zwei verschiedene Substanzen, und diese, auch morphologisch deutlich getrennt, schaffen eine oft komplizierte Struktur der Hülle.

Am Vorderende (Fig. 35) findet sich eine trichterförmige Einsenkung, welche mit einem ziemlich engen Kanal in einen größeren blasenförmigen Hohlraum führt — die Hauptvakuole *(v)*. Die Pellicula zieht sich ein Stück weit in den Kanal hinein und kleidet ihn etwa bis zu der Stelle aus, wo er in die Blase übergeht. Diese ist nur mit einer einfachen Plasmahaut ausgekleidet, was ja auch ihrer Funktion als Vakuole entspricht. Sie stellt das Reservoir für ein System von Vakuolen dar, das sich um sie anordnet. Die letzteren, die Nebenvakuolen (v_1, Fig. 35, *4*), entleeren sich in die Hauptvakuole. Manches erinnert an die Peridineen, darüber vgl. Klebs u. a.

Als Bewegungsorgan ist meistens eine Geißel in das Vorderende eingesenkt (Amphitropis Gicklhorn und einige andere haben deren zwei). Die Geißelbasis durchsetzt den Trichter und den Kanal, sie spaltet sich bei ihrem Eintritt in die Blase, die beiden Schenkel (Fig. 35, *7*) verlaufen getrennt und werden am Grunde in eine dichtere Plasmamasse eingesenkt (Fig. 35, *7 b*), nach Haase verlaufen die Geißeln sogar weiter, bis hinter den Kern. Die Bewegungsorgane haben einen axilen Faden, umgeben von dünnflüssigem Plasma (Hamburger).

Der Augenfleck liegt dorsal an der Übergangsstelle vom Kanal zur Hauptvakuole (Schüler, Hamburer u. a.) (Fig. 35, *4*, *6*, *s*).

Die Chromatophoren sind rein grün gefärbt, sie treten vielfach in gerundeten oder gelappten Platten auf, welche nahe der Außenfläche der Zelle liegen (Fig. 35, *chr*). Auch Stäbchen und Bänder kommen vor. Schmitz gab für Euglena viridis und Verwandte ein sternförmiges Chromatophor an, welches von einem Pyrenoid ausstrahlt. Klebs hält dem entgegen, daß zwar in der Mitte der Viridis-Zelle eine dichtere Plasmamasse mit zahlreichen Paramylonkernen liege, von welchen die stab- bzw. band-

förmigen Chromatophoren ausstrahlen, daß aber diese keine Verbindung mehr untereinander hätten. So wird auch sonst die Sache dargestellt (Fig. 35,*4*). LEMMERMANN freilich spricht neuerdings wieder von Sternchromatophoren.

Als Reservestoff tritt in den Euglenen das Paramylon auf, wie sein Name sagt mutmaßlich ein Kohlehydrat. Die Chemie desselben behandeln wir später, hier kommt nur die äußere Form in Frage. Wir stützen uns auf GOTTLIEB, G. W. FOCKE, KLEBS, SCHMITZ, BÜTSCHLI u. a.

Euglena granulata, E. velata und eine weitere Anzahl von Arten haben in der Mitte des lappigen usw. Chloroplasten ein Pyrenoid, welches nach beiden Seiten vorspringt (Fig. 35, *5 py*). Dieses wird beiderseits völlig von einer uhrglasförmigen Schale bedeckt, welche aus Paramylon besteht.

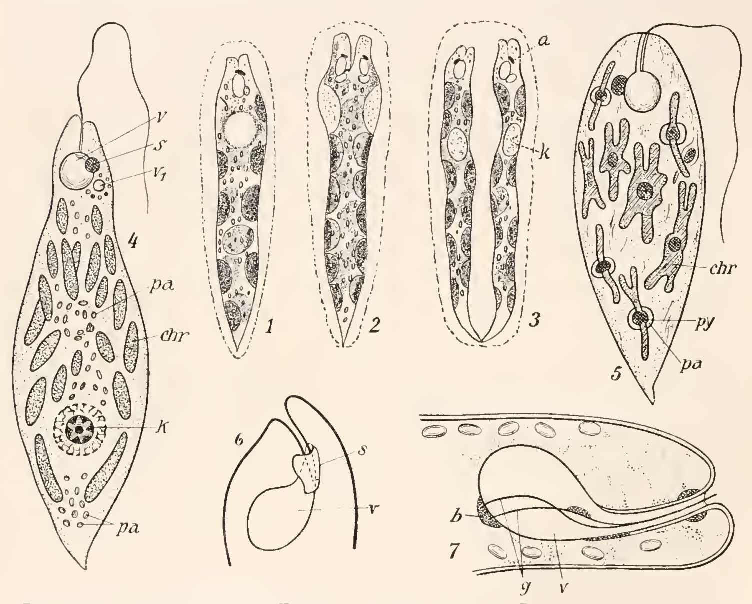


Fig. 35. *1—3 Euglena deses* n. KLEBS. *4 Euglena viridis* n. DOFLEIN. *5 Euglena velata* n. LEMMERMANN. *6, 7* Vorderende *E. Ehrenbergii* n. HAMBURGER. *a* Augenfleck, *k* Kern, *chr* Chromatophor, *py* Pyrenoid, *pa* Paramylon, *s* Augenfleck, *v* Vakuole, *g* Fibrillen, *b* Geißelbasis.

Die „Uhrgläser" sind anfangs ganz dünn, verdicken sich aber später, wobei die Ränder bevorzugt werden (Fig. 36, *8, 9*). Auch bei Euglena Pyrum kommen solche uhrglasförmige Paramylon-Körper vor, doch liegen sie nur, wie Fig. 36, *6* ergibt, auf der nach außen gekehrten Seite der Chromatophoren; nach innen zu treten kleinere Körner auf (Fig. 36, *6*). Diese sind rundlich-scheibenförmig, solche Gebilde werden auch bei Euglena granulata usw. auf den Lappen des Chromatophors fern von den Pyrenoiden wahrgenommen.

Die kleinen plattenförmigen Chromatophoren, die grünen Stäbchen und Bänder vieler Euglenen, entbehren in der Regel der Pyrenoide, dann sitzen Paramylonkörper in Form rundlicher Scheibchen den ersteren an beliebigen

Stellen auf, oft lösen sie sich los und gelangen ins Plasma der Zelle. Dort können sie sich nach KLEBS an den Stellen häufen, nach welchen die Chromatophoren konvergieren, ja sie täuschen dort (Euglena viridis) Pyrenoide vor, indem auch das Plasma sich verdichtet, das sie umschließen (s. oben).

Nicht immer sind die Beziehungen des Paramylons zu den Chromatophoren so deutlich, wie in den vorerwähnten Fällen. Besonders dort, wo die Farbstoffträger klein und zahlreich sind, ist das der Fall, und dann nehmen die Paramylonkörper oft besondere Formen an. Zunächst bei Phacus-Arten treten sie in Scheiben auf, deren Mitte oft so stark durchlöchert wird, daß Ringe resultieren. Scheiben und Ringe sind bald klein und dann zahlreich, bald groß und dann in geringer Anzahl vorhanden. Übergänge sind nicht häufig, trotzdem sind beiderlei Gebilde wohl als analog zu betrachten.

Phacus teres (Fig. 36, *7*) beherbergt eine mäßige Anzahl von großen Ringscheiben in der Plasmaschicht, welche der Zellwand anliegt, dann erst folgt nach innen eine Chlorophyllschicht, bestehend aus vielen kleinen Platten und wieder weiter einwärts lagern zahlreiche kleine Paramylonscheiben, dem Chlorophyllapparat vielfach dicht angeschmiegt.

Phacus ovum zeigt nur zwei große Ringe, welche an ganz bestimmte Stellen des Zelleibs gebunden sind und von diesen nicht entfernt werden. Ähnlich verhält sich Euglena Spirogyra (Fig. 36, *4*). An erwachsenen Exemplaren finden sich zwei große Scheiben im Hinterende, bei der Teilung erhält jede Tochter eine derselben zugeteilt und bildet eine zweite neu. Die letztere dürfte aus einer von den vielen kleinen Scheiben heranwachsen.

Fig. 36 n. SCHMITZ, BÜTSCHLI u. KLEBS. Paramylon in Euglenen. *1 Euglena acus. 2 E. velata. 3, 4 E. spirogyra.* 5 Paramylon von *E. Ehrenbergii. 6 E. Pyrum. 7 Phacus teres. 8, 9* Chromatophoren von *E. granulata* mit Paramylon. *chr* Chromatophoren, *py* Pyrenoid, *pa* Paramylon, *k* Kern.

Weitere Beispiele möge man bei SCHMITZ nachsehen, es geht aus allem hervor, daß für jede Spezies die Lagerung der Paramylonkörner charakteristisch ist.

Schon bei den Phacus-Arten usw. können die Ringe zu kurzen Zylindern verdickt werden, deren zentrale Öffnung stark reduziert ist.

Nun gibt es aber eine weitere Gruppe, Euglena tripteris usw., welche statt der Ringe lange Stäbchen (Fig. 36, *1*) führen. Auch diese Stäbe liegen zwischen Zellwand und Chlorophyllschicht und sind meistens ebenfalls

in geringer Zahl gegeben. SCHMITZ führt sie zurück auf Ringe. Er glaubt, daß sie einem Ringe entsprechen, der soweit gestreckt zu denken ist, daß nur ein schmaler Spalt übrig bleibt. Wenn auf solchen langgedehnten Ring beiderseits Substanz aufgelagert wird, tritt die Stabform deutlicher hervor. Mancherlei Beobachtungen sprechen für die Richtigkeit dieser Auffassung.

SCHMITZ schon zeigte, daß der zentrale Teil der Paramylonkörner weniger dicht und somit leichter quellungsfähig ist als der periphere, BÜTSCHLI erweiterte diese Beobachtungen. KLEBS und BÜTSCHLI fanden, daß die Paramylonkörper aus einer größeren Zahl von dünnen Plättchen, oder auch aus Ringen usw. bestehen. Diese geben sich am unveränderten Korn in Gestalt von Schichten zu erkennen (Fig. 36, *2*), durch Quellung treten sie ganz besonders scharf hervor und dann wird (Fig. 36, *2*) an ihnen nicht bloß das weichere Zentrum sichtbar, sondern auch konzentrische Zonen, durchsetzt von radiären Streifen (Fig. 36, *2*) erscheinen mit großer Deutlichkeit. Da auch Doppelbrechung nachgewiesen ist, darf man mit BÜTSCHLI wohl schließen, daß eine ähnliche Struktur wie bei den Stärkekörnern vorliege.

Das Paramylon entsteht wie die Stärke in Abhängigkeit von dem Assimilationsprozeß, wenn sich auch die Zusammenhänge nicht mit der gleichen Exaktheit wie bei der Stärke nachweisen lassen. Jedenfalls aber können die kleineren Körperchen bei längerer Verdunkelung gelöst, bei Belichtung neu gebildet werden; die größeren Ringe sah KLEBS niemals ganz verschwinden, wohl aber verfolgte er, wie die zentralen weicheren Teile bald gelöst, bald neu gebildet wurden. Offenbar kann gelegentlich die ganze mittlere Öffnung ausgefüllt werden. Was nun den Ort der Entstehung der Paramylonkörper betrifft, so hat SCHMITZ aus den Vorkommnissen bei Euglena viridis, aus der eigenartigen Schalenbildung bei E. granulata geschlossen, daß die Paramylonmassen in direkter Abhängigkeit von den Chlorophyllkörpern entstehen, daß sie sich erst später von diesen loslösen und dann im Plasma nicht mehr wachsen können, sondern nur aufgestapelt werden. Allein der Schluß erscheint nicht zwingend, wenn man die zuletzt besprochenen Fälle berücksichtigt; den großen Scheiben resp. Stäben sind Chlorophyllplättchen in größerer Zahl gelegentlich in eigenartiger Anordnung an- resp. aufgelagert, aber es ist, für mich wenigstens, schwer vorstellbar, wie eine Anzahl getrennter Chloroplasten einen einheitlichen, bestimmt geformten Körper bilden könnten.

Gerade durch diese Befunde wird der Gedanke nahe gelegt, daß die Paramylonkörner im Plasma der Zelle formiert werden; liegen sie den Chloroplasten auf oder ihnen nahe, so kann das in dem Umstande begründet sein, daß die Materialien für das Paramylon im Chlorophyll ihren Ursprung nehmen und dann sogleich bei ihrem Austritt aus den Farbstoffträgern zu festen Körpern formiert werden. Daß das Zellplasma ohne Farbstoffträger Paramylon bilden könne, wenn nur das Material dafür auf irgendeine Weise gegeben ist, folgt aus den Angaben von KLEBS, nach welchen auch farblose Euglenen Paramylon bilden, obwohl bei ihnen bislang keine Spur von Leukoplasten oder etwas Ähnlichem wahrgenommen wurde.

In einigen Euglenen (z. B. E. sanguinea) wird Hämatochrom in reichlicher Menge im Plasma gebildet.

Zahlreiche Euglenaceen, z. B. die ganze Gruppe der Astasieen, sind farblos, sie leben dann meistens saprophytisch, eine tierische Lebensweise ist selten. Den Übergang zu solchen Formen bilden Arten, welche teils im gefärbten, teils im farblosen Zustande bekannt sind. ZUMSTEIN und TERNETZ haben dieselben sauber untersucht. Euglena gracilis ist in nor-

malen Kulturen schön grün; bei Verdunkelung und geeigneter Ernährung teilen sich die Zellen weiter, aber die grünen Chromatophoren werden farblos; sie erscheinen als Leukoplasten, an welchen das Pyrenoid und der Augenfleck erhalten bleibt. Die Zahl der Leukoplasten in den farblosen Zellen ist größer als die der Chloroplasten in den grünen. Durch Belichtung usw. ist die weiße Form unschwer in die grüne überzuführen. Die Leukoplasten bilden dann Chlorophyll.

Im Licht tritt bisweilen ein farbloser Typus auf, welcher der Chromatophoren — auch der Leukoplasten — sowie des Augenfleckes völlig entbehrt. Solche Euglenen sind niemals in grüne Formen zurückzuführen, sie leben saprophytisch, vermehren sich ziemlich reichlich, aber im Kampf mit Nebenbuhlern unterliegen sie leicht. TERNETZ hat hübsch dargetan, daß diese farblose Form durch ungleiche Teilung entsteht. Bei der Vermehrung erhält die eine Schwester weniger Farbstoffträger als die andere und so kann es kommen, daß gewissen Teilprodukten überhaupt kein Chromatophor zugewiesen wird. Das stimmt genau mit dem überein, was DOFLEIN bei Rhizochrysis direkt beobachtete. TERNETZ hatte die Sache schon richtig erschlossen, sie sah auch noch Zwischenformen, welche teils wieder ergrünen, teils dauernd farblos werden.

Der Kern von Euglena besitzt in der Mitte nach TSCHENZOFF, dem ich hier folge, einen stark entwickelten Binnenkörper — Karyosom —, um diesen herum das Kerngerüst mit dem Chromatin. Bei der Teilung differenzieren sich aus dieser peripheren Zone die zahlreichen Chromosomen und ordnen sich nach mancherlei Umlagerungen zu einer ringförmigen Zone (Äquatorialplatte). Inzwischen hat sich der Binnenkörper gestreckt, er wird in der Mitte eingeschnürt und dies hantelförmige Gebilde steckt nun in der Mitte der Ringzone. In dieser ordnen sich später die Chromosomen zu zwei Gruppen und wandern parallel dem Binnenkörper an dessen Pole. Dann schnürt sich der Binnenkörper vollends durch und um jedes der beiden Teilstücke gruppiert sich dann die Chromatinmasse. Die Vorgänge erinnern in mancher Beziehung an das, was über Chrysomonaden (S. 4) berichtet wurde. Eine Kernspindel kam nicht zur Beobachtung, man gewinnt den Eindruck, daß diese durch den Binnenkörper vertreten werde. Die Angaben von ALEXEJEFF über Scytomonas könnten damit vielleicht in der Hauptsache übereinstimmen. Dem gegenüber betont SCHÜSSLER, daß bei Scytomonas (Copromonas) das Karyosom die Chromosomen liefere, er findet auch eine aus demselben Körper stammende Zentralspindel.

Die Vermehrung erfolgt durch Längsspaltung (Fig. 35, *1*—*3*) und zwar vielfach in der Ruhe. Die Cilien werden abgeworfen, es bildet sich eine Hülle, meist aus Gallerte, dann teilen sich die Kerne, die Vakuolen verdoppeln sich und endlich beginnt von vorn her die Spaltung des Plasmas (Fig. 19, *2*, *3*), die nach hinten vorschreitet. Es gibt indes auch Formen, welche sich in der Bewegung teilen.

Unter ungünstigen Bedingungen runden sich die Euglenen zu Kugeln ab, welche derbe Membran erhalten und in diesem Stadium ausdauern können. Unter günstigen Verhältnissen schlüpfen die Zellen, welche viel Reservesubstanz aufgespeichert hatten, wieder aus den umhüllenden Membranen aus.

Auf festen Substraten kann (z. B. bei Euglena gracilis) wiederholte Teilung im unbeweglichen Zustand erfolgen, so daß also auch dort palmellenähnliche Bilder entstehen.

GERTRAUD HAASE beschreibt für Euglena sanguinea einen Sexualakt, den ich freilich nicht ganz verstanden habe. Vertrauenerweckender

sind die Angaben von Dobell über Copromonas (Scytomonas), eine farblose Euglenacee, welche feste Nahrung aufnimmt. Hier legen sich bewegliche Zellen, welche von den normalen vegetativen nicht zu unterscheiden sind, seitlich aneinander, genau so, wie das später noch für viele Chlorophyceen zu beschreiben sein wird. Während die Plasmamassen sich vereinigen, teilt sich der Kern eines jeden Gameten, aber von den Schwesterkernen geht je einer zugrunde, während die beiden übrigbleibenden miteinander verschmelzen. Vorher wird noch aus jedem der kopulierenden Kerne Substanz ausgeschieden. Die entstehende Zygote kann beweglich bleiben und sich dann teilen wie vegetative Zellen, oder aber sie wird abgerundet und mit Haut umgeben, um zu ruhen. Aus der Dauerzygote gehen kleine, einfachere Schwärmer hervor, welche aber bald zu normaler Copromonas werden. Das Verhalten der Kerne vor der Kopulation erinnert an die Diatomeen.

Berliners allerdings nicht lückenlose Beobachtungen dürften die Angaben Dobells bestätigen.

V. Dinoflagellata.

Diese auch als Peridineae (Klebs) oder Peridiniales (Schütt) bezeichnete Gruppe wurde mit Vorliebe zu den Diatomeen in enge Beziehung gebracht. Damit wurde die Meinung verknüpft, daß die fraglichen Organismen den Algen an- oder gar eingereiht werden müßten. Es häufen sich aber immer mehr die Anzeichen dafür, daß Bütschli Recht hatte, wenn er die Beziehungen zu den Kryptomonaden betonte. Ist das, wie ich glaube, richtig, dann sind auch die Peridineen als Flagellaten zu betrachten und der Name Dinoflagellaten ist beizubehalten. Im übrigen betone ich, daß ich die Peridineen hier nicht in extenso mit vollständiger Literaturangabe behandeln kann. Das folgende möchte nur eine Skizze zur Orientierung sein. Sie stützt sich in erster Linie auf Bütschli, Bergh, Schütt, Klebs, Pouchet, Schilling, Jollos, Lauterborn, Kofoid, Entz, Jörgensen.

Die Dinoflagellaten sind typische Organismen des Planktons und in diesem herrschen sie im Süß- wie im Salzwasser zeitweilig derart, daß Seen, Tümpel und Meere braune Färbungen annehmen. Im allgemeinen dürfte die Artenzahl im Seewasser etwas größer sein als in Binnengewässern. Die Spezies einer Gattung können teils dem Süß-, teils dem Seewasser angehören, dagegen ist es vorläufig nach Bütschlis Ausführungen zweifelhaft, ob die nämliche Art gleichzeitig im Meer und in süßen Binnengewässern aufzutreten vermöge.

Für viele Arten ist bekannt, daß sie phosphoreszieren und damit zum Meeresleuchten das Ihrige beitragen.

Fossile Dinoflagellaten werden in den Feuersteinen der Kreide von Delitzsch (Sachsen) angegeben, und zwar durch Ehrenberg. Andere Fundorte in der Blätterkohle des Westerwaldes usw. bleiben zweifelhaft.

Man findet die verkieselten Schalen, doch darf daraus, wie Bütschli hervorhebt, nicht unbedingt geschlossen werden, daß die damaligen Peridineen einen verkieselten Panzer besaßen. Die Einlagerung der fraglichen Substanz kann natürlich sehr wohl nachträglich erfolgt sein.

Trotz aller Abweichungen im einzelnen haben alle Dinoflagellaten zwei völlig ungleiche Geißeln. Eine ist nach rückwärts gerichtet, die andere liegt horizontal und ist schraubig gewunden. Der Körper ist stets dorsiventral.

Man kann im Anschluß an verschiedene Forscher die Gruppe etwa in folgender Weise gliedern:

1. Prococentraceae (Adiniden)
   Zellen ohne Furche, beweglich.

2. Peridiniaceae (Diniferen)

Zellen mit Quer- und Längsfurchen, beweglich.

a) Gymnodinieae (Cyrtodiniaceae Schilling)
Zellen mit zartem Panzer, welcher aus einer großen, unbestimmten Zahl von Plättchen besteht. Querfurche annähernd in der Mitte der Zelle.

b) Peridinieae (Krossodiniaceae Schilling)
Zellen mit derbem Panzer, welcher aus einer der Zahl nach beschränkten Zahl von Platten aufgebaut wird.

c) Dinophyseae
ähnlich wie vorige, aber von der Seite her auffallend abgeflacht. Querfurche nahe dem Oberende der Zelle.

3. Phytodiniaceae

Zellen ohne Furche, unbeweglich.

Ich habe aber bereits in der ersten Auflage meines Buches bezüglich der Zusammenstellung der Peridineen und Dinophyseen einige Bedenken erhoben, indem ich auf Prorocentrum u. a. hinwies. Pascher hat später zwei völlig getrennte Gruppen, die Desmocontae und die Dinophyseae geschaffen. Die Reihe der ersteren läßt er mit Desmomastix und Haplodinium beginnen und mit den Dinophyseen endigen, zur zweiten Gruppe zählt er die Peridinien im engeren Sinne, die Phytodinien usw. Ich vermag ihm nicht in alle Einzelheiten zu folgen; muß aber die Loslösung der Dinophyseen von den Peridiniaceen als berechtigt anerkennen und deshalb behandle und gruppiere ich Familien und Formen etwa in folgender Weise.

Dinoflagellata.

1. Prorocentraceae. Zellen ohne Furche, durch meist bandförmige Geißeln beweglich. Wand bei den höheren Formen aus zwei Schalenhälften zusammengesetzt, von der Seite abgeflacht.
2. Dinophysaceae. Zellen ebenfalls, von der Seite zusammengedrückt, zweischalig, mit einer Querfurche nahe dem Oberende der Zellen.
3. Peridiniaceae (Diniferen). Zellen mit Quer- und Längsfurche, beweglich.
4. Phytodiniaceae. Zellen ohne Furche, unbeweglich.

1. Prorocentraceae.

Die Familie wird auch als Adinidae bezeichnet. Ihr einfachster Vertreter ist das von Klebs entdeckte Haplodinium. Die Zellen dieser Gattung sind von der einen Seite breiteiförmig (Fig. 37, *4*, *5*), von der anderen abgeflacht. Das Vorderende ist ein wenig schräg abgestutzt und trägt eine schwache Einkerbung, die auf beiden Seiten etwas verschieden ist. In diesem Einschnitt sind die beiden Geißeln inseriert, die, wie schon erwähnt, ganz ungleich sind. Die nach vorn gestreckte ist ziemlich gerade, die andere, horizontale ist schraubig gewunden und zeigt in der Bewegung Kontraktionen der Schraubenwindungen. Die Zelle ist von einer derben,

festen Hülle umgeben, welche zum mindesten zelluloseähnlich ist. Zwei plattenförmige Chromatophoren liegen, etwas schalenartig gewölbt, den breiten Wandflächen an; in der Mitte tragen sie je ein Pyrenoid, das nach innen weit vorspringt. Stärke aber konnte nicht nachgewiesen werden. Der Kern (*k*) liegt ziemlich weit rückwärts, am Vorderende zeigen sich zwei große Vakuolen (*v*) die Schütt als Pusulen bezeichnet.

Einfacher noch als obige Form ist Paschers Desmomastix, die man vielleicht als Anfangsglied dieser Gruppe betrachten muß. Die ellipsoidischen Zellen sind im Querschnitt kreisrund, nicht flach gedrückt, sie haben ein muldenförmiges Chromatophor mit exzentrischem Pyrenoid, das Stärke bildet. Das Vorderende hat keine Einsenkung, es führt zwei bandförmige Geißeln, von denen eine wellenförmige Bewegungen ausführt. Die Teilung erfolgt im beweglichen Zustande, aber auch in kugeligen Cysten, welche mit Zellulosewand umgeben sind.

Nicht viel anders dürfte Pleromonas (Pascher) sein. Sie hat aber am Vorderende eine leichte Vertiefung, in welcher die Geißeln sitzen. Der Plasmaleib wird von einer zarten Zellulosehaut umschlossen, die in zwei Längsschalen zersprengt werden kann.

Exuviaella und Prorocentrum haben im wesentlichen den gleichen Bau wie Haplodinium, aber (Fig. 37) die Membran besteht aus zwei Schalenhälften, welche in der Naht ohne Vermittelung einer Gürtelplatte vereinigt sind. Die Hälften greifen mit zugeschärften Rändern übereinander, sie differieren nicht in der Größe, wie diejenigen der Diatomeen.

Fig. 37. *1 Exuviaella marina* n. Klebs. *2, 3 Exuviaella marina* Cienk. n. Schütt. *4, 5 Haplodinium antjoliense* n. Klebs. *6 Prorocentrum micans* n. Schütt. Alle Zellen teils von der Fläche, teils von der Nahtseite. *v* Vakuole, *chr* Chromatophor, *k* Kern.

Die Geißeln entspringen aus einer Geißelspalte, die auch als Ausrandung der einen Schale leicht erkennbar ist. Unmittelbar neben derselben pflegt sich ein zahnartiger Fortsatz zu befinden, der meist aus Membransubstanz besteht, in einzelnen Fällen aber auch hohl sein dürfte.

Exuviaella ist annähernd kugelig, Prorocentrum aber erscheint stark zusammengedrückt, und zwar von der Schalenseite her (Fig. 37, *6*).

Schütt orientiert die Zellen derart, daß er die flache Seite — die Ebene der Naht — horizontal legt. Die Geißeln zeigen dann nach vorn. Es soll auf diese Weise die Ähnlichkeit mit den Diatomeen gekennzeichnet werden. Bütschli stellt die Zellen mit der Nahtebene (Sagittalebene) vertikal, die Geißeln nach oben gekehrt, und will damit die Beziehungen zu den Dinophyseen betonen. Wir halten uns an Bütschlis Terminologie.

2. Dinophysaceae.

Eine Betrachtung der Fig. 38, welche verschiedene Typen der Dinophyseen wiedergibt, belehrt uns über die Ähnlichkeiten mit den Prorocentraceae. Die Abflachung in der Sagittalebene, die Vereinigung zweier Schalen in der Naht (*n*) wiederholen sich. Freilich kommen noch Komplikationen hinzu.

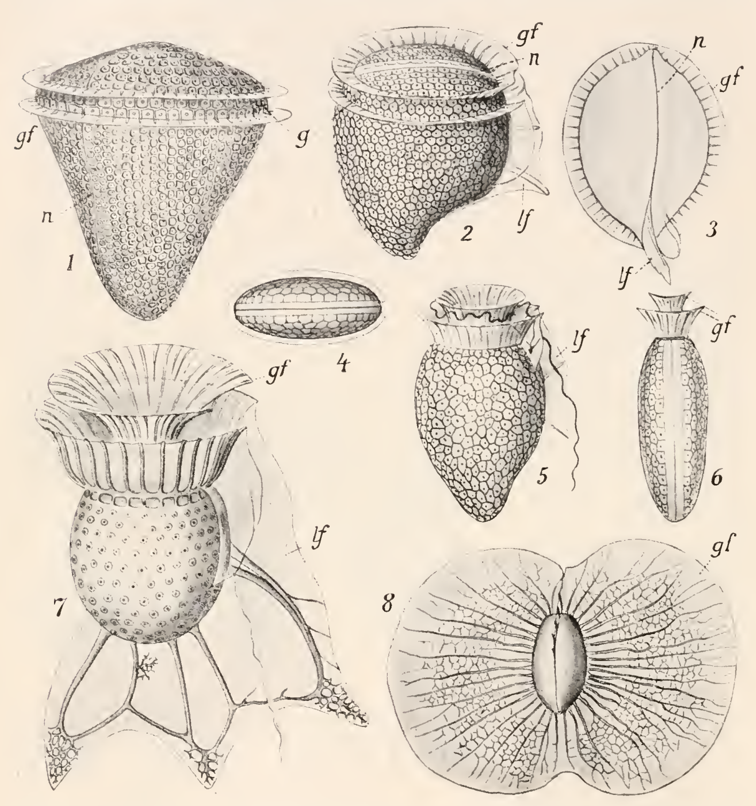


Fig. 38 n. Schütt. *1—3 Phalacroma Mitra. 4—6 Dinophysis acuta. 7, 8 Ornithocercus magnificus.* Die Zellen sind jeweils vom Rücken *(1, 6)*, von unten *(3, 4, 8)* und von der rechten Seite *(2, 5, 7)* betrachtet. *n* Naht, *g* Gürtel, *gf* Gürtelflügel, *lf* linker Flügel der Geißelspalte.

Stellen wir die Zellen im obigen Sinne aufrecht (die Insertionsstelle der Geißeln nach oben), so können wir eine rechte und eine linke Seite bzw. Schale unterscheiden. Jede der letzteren besteht aus drei Teilen, nämlich einem unteren, ziemlich großen Abschnitt, einem schmalen Gürtel (*g* Fig. 38, *1*) und einem kleineren Oberteil. Vergleicht man die ganze Zelle mit einer Kanne, mit der sie eine zweifellose Ähnlichkeit hat, so stellen die in der Naht (*n* 38, *2*) vereinigten Oberteile den Deckel dar, der Gürtel verbindet diesen mit der eigentlichen Kanne, die ebenfalls in der Naht aus den beiden unteren Schalenabschnitten zusammengeschweißt ist.

Das allein würde aber den Dinophyseen noch nicht ihr seltsames Aussehen verleihen, es kommen noch Flügelfortsätze hinzu, und zwar sind zunächst wie bei manchen Peridinien, die Schalenränder dort, wo sie an den Gürtel (*g*) stoßen, mit breiten Membranleisten (Fig. 38, *1—3*) oder Segeln versehen, welche bei Ornithocercus ganz riesige Dimensionen erreichen (Fig. 38, *7*, *8*). Außerdem erheben sich Leisten neben der Längsfurche resp. der Geißelspalte (Fig. 38). Diese Flügelleisten sind bei Phalacroma noch mäßig entwickelt (Fig. 38, *2*), aber man kann schon bei dieser Gattung einen deutlichen Unterschied zwischen dem rechten und dem linken Flügel (*lf*) wahrnehmen. Der letztere ist größer und durch verdickte, in ihm radial verlaufende Leisten oder Stacheln gleichsam gespannt oder verstärkt wie ein Segel. Kompliziert wird die Sache noch dadurch, daß der linke Flügel nach Berghs älteren und Schütts neueren Angaben aus zwei Hälften besteht, deren obere der linken Schalenhälfte angehört, während die Bildung des unteren Teiles von der rechten Schale ausgeht. Wie die Gürtelflügel, so ist auch der linke Längsflügel bei Ornithocercus kolossal entwickelt und durch derbe Strahlen ausgesteift (Fig. 38, *7*). Das ganze Gebilde greift sogar nach hinten fast bis auf den Rücken hinüber. Die Bedeutung dieser Flügel als Fallschirm und Steuer im Wasser wird im Kapitel über Plankton noch weiter zu besprechen sein.

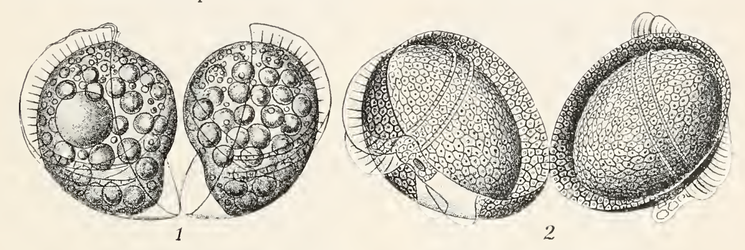


Fig. 39 n. Schütt. *Phalacroma vastum* Schütt. Zellteilung.

Die Vermehrung der Dinophyseen erfolgt durch Zweiteilung in der Sagittalebene, in dieser entsteht eine um die ganze Zelle vertikal verlaufende Einschnürung, welche gegen die Zellmitte hin fortschreitet. Das führt endlich zur Bildung zweier Plasmaportionen, welche zunächst noch gegeneinander gepreßt sind. Bald lösen sich aber auch (Fig. 39, *1*) die Panzerhälften in der Sagittalnaht und die Tochterzellen runden sich an ihren freien Flächen ab resp. nehmen die für ihre Spezies charakteristische Form an. Dabei wird zunächst eine dünne Haut gebildet. Der Panzer entsteht, wenn die Zelle annähernd ihre normalen Umrisse erhalten hat; er wird aber nicht immer auf der ganzen neuen Wandfläche gleichzeitig fertig gestellt. Zunächst liegt er noch ziemlich tief in der alten Schale, ganz zuletzt werden seine Ränder bis an den Rand der alten Schale in die Sagittalebene vorgeschoben.

3. Peridiniaceae.

a) Gymnodinieae.

Hierher gehören besonders Gymnodinium und Glenodinium. Charakteristisch für diese Gruppe sind einzeln lebende bewegliche Zellen, welche man, wie mir scheint, nicht ganz mit Recht auch wohl als Schwärmer bezeichnet, wenn man an der sonst für Algen üblichen Bedeutung des

Wortes festhält. Sie sind rund bis spindelförmig, um ihren Äquator zieht sich die sogenannte Querfurche (Fig. 40, *qf*) und diese wird in dem abgebildeten Fall annähernd senkrecht von der Längsfurche (*lf*) durchschnitten. In der Längsfurche entspringen meist nicht weit voneinander zwei Cilien, die indes ganz verschieden gerichtet sind. Die Längsgeißel (bei einigen Formen gibt es deren zwei, vgl. OHNO) ist ziemlich gerade nach hinten gestreckt, die Quergeißel dagegen legt sich, etwas wellig gebogen, in die Querfurche. Zwecks Orientierung stellen wir die Zelle des Gymnodinium mit der Längsachse aufrecht (die Längsgeißel, wie in der Figur, nach unten gekehrt), die Querfurche horizontal und nennen Bauchseite diejenige, welche die Längsfurche und die Insertionsstelle der Geißel führt. Die Rückenseite ergibt sich danach von selbst. Der Sagittalschnitt nimmt dann Längsachse und Längsfurche in sich auf. Der apikale Pol ist nach oben, der antapikale nach unten gerichtet.

Diese Bezeichnung setzt zunächst eine sehr regelmäßige Gestalt voraus, wie sie bei dem eben genannten Gymnodinium annähernd realisiert ist. Jedoch ist sie auch an etwas unregelmäßigere Formen leicht anzupassen. Abweichungen von der vorerwähnten Art kommen nämlich insofern vor, als

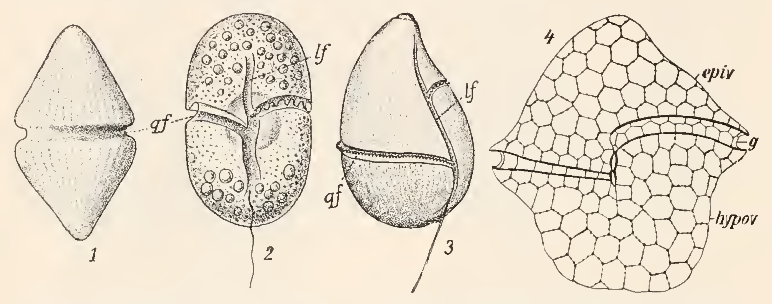


Fig. 40 n. SCHÜTT. *1, 2 Gymnodinium rhomboides* Schütt. *3 Gymn. spirale* Bergh. *qf* Querfurche, *lf* Längsfurche. *4 Gymn. hiemale* n. WOLOSZYNSKA, *epiv* Epivalva, *hypov* Hypovalva, *g* Gürtel.

die Enden der Querfurche nur in wenigen Fällen auf der Bauchseite genau zusamenstoßen. Meistens (Fig. 40, *3*) erscheint die Querfurche als eine Spiralwindung, deren Enden mehr oder weniger weit voneinander entfernt sind. Die Längsfurche aber verbindet auch hier immer die beiden Enden der Querfurche und geht dann sehr häufig über die Verbindungsstellen hinans bis an das obere und untere Zellende (40, *3*). Die Varianten sind damit natürlich noch nicht erschöpft. Z. B. kann die Längsfurche bei gewissen Spezies sehr stark verkürzt sein, während sie bei anderen mit der Querfurche zusammen Spiralwindungen macht und damit erheblich verlängert wird Andererseits geht (bei Hemidinium) die Querfurche nur halb um den Äquator herum, bei Oxyrrhis (SENN) liegt sie besonders eigenartig.

Die meisten Forscher geben an, daß bei ersterer Gattung die Zellen vielfach nackt seien, oder nur von einer Gallert- bezw. Zellulosehülle umgeben; für Glenodinium dagegen wurde bereits mehrfach eine Hülle bebeschrieben (Fig. 40, *4*), welche aus einem Oberstück (Epivalva), einem Unterstück (Hypovalva) und einem diese verbindenden Gürtel aufgebaut werde. WOLOSZYNSKA gibt nun an, daß die Hülle bei allen in Frage

kommenden Gattungen ein zwar zarter, aber deutlich erkennbarer Panzer sei, Hypo- und Epivalva, ja auch der Gürtel (Fig. 40, *4 g*) wird aus einer größeren Zahl annähernd sechseckiger Platten zusammengesetzt.

b) Peridinieae.

Die Vertreter dieser Abteilung haben einen derben Panzer, der demgemäß auch schon lange erkannt wurde, er ist kunstvoll aus einer ganz bestimmten, nicht sehr großen Zahl von Platten konstruiert, die vielfache Skulpturen usw. erkennen lassen. Einen Übergang von der vorigen Gruppe zu dieser bildet vielleicht Peridinium imperfectum, diese Art hat nach Klebs

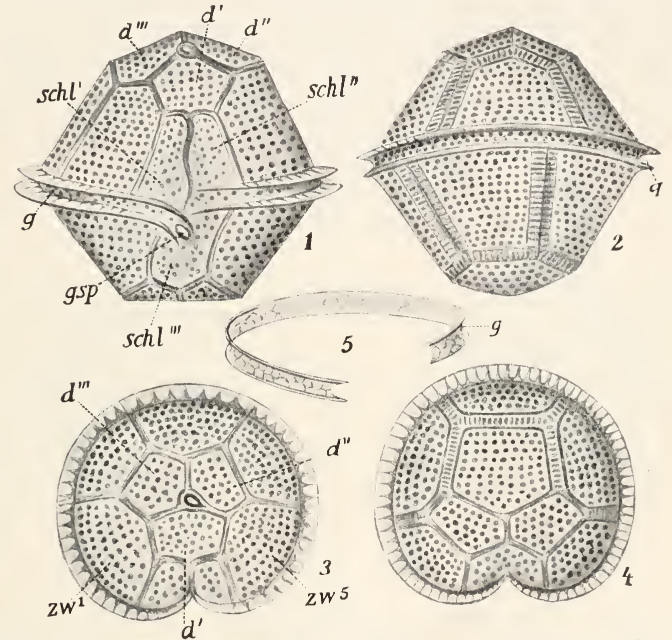


Fig. 41. *Goniodoma acuminatum* n. Stein u. Schütt. *1* Bauchseite. *2* Rückenseite. *3* Ansicht von oben (apikal). *4* Ansicht von unten (antapikal). *5* Gürtel isoliert. *q* Querfurche, *g* Gürtel, welcher dieselbe bedeckt, *schl* Schloßtafeln, *gsp* Geißelspalte, *d* Deckeltafeln, *zw* Zwischenband.

nur auf der apikalen Hälfte einen Panzer, nicht aber auf der antapikalen; aber auch ersterer ist noch unregelmäßig. Unter den Formen mit regelrechter Panzerung haben Goniodoma, Peridinium u. a. ganz ähnliche Umrisse wie die Gymnodinieae und damit eine entsprechende Anordnung der Geißeln. Wie bei diesen ist unterscheidbar eine Epivalva (Epitheca) eine Hypovalva (Hypotheca), welche in der Querfarbe (*q*) zusammenstoßen. Der eigentliche Zusammenhang wird bedingt durch den Gürtelpanzer (zingulum), *g* in Fig. 41, *1*. Der Gürtelpanzer besteht aus einer Ringtafel (*g*, Fig. 41, *5*), welche meist, aus mehreren Stücken bestehend, die Querfurche deckt und der Schloßtafel oder dem Schloßapparat, welcher die Längsfurche deckt (*schl*). In dem

von uns gewählten Beispiel ist die Längsfurche relativ breit, die Schloßtafel besteht aus zwei breiten Platten (*schl'*, *schl''*) oben und einer Platte (*schl'''*) unten. Bei anderen Peridineen sind gerade diese Platten häufig weit schmäler, entsprechend der relativ geringen Breite der Längsfurche. Die untere Tafel der Schloßplatte trägt in unserem Fall die Geißelspalte (*gsp*) an ihrem oberen Ende.

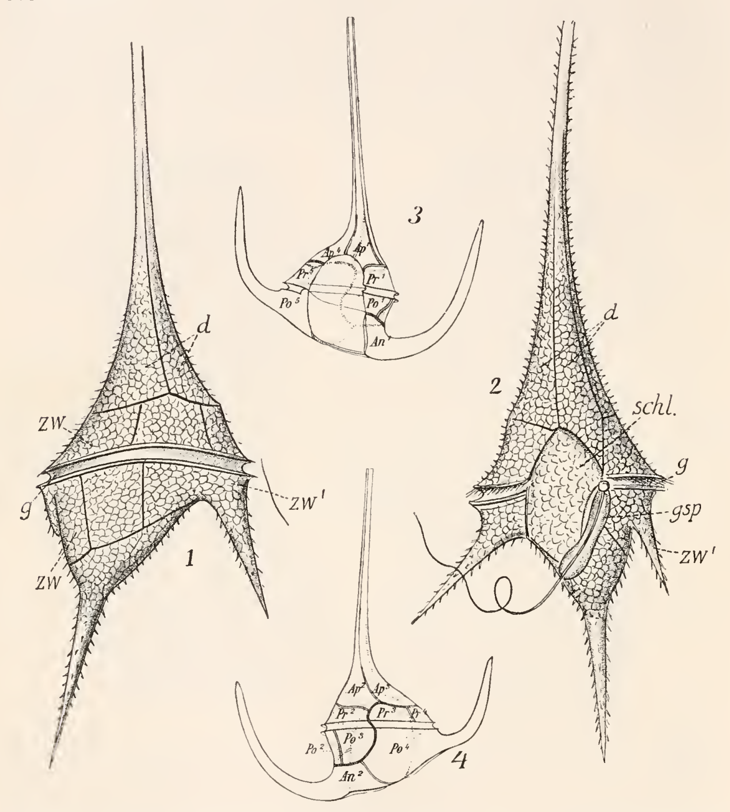


Fig. 42. *1, 2 Ceratium macroceras* n. STEIN. *3, 4 Cer. tripos* n. JÖRGESEN. *g* Gürtel, *schl* Schloßplatte, *gsp* Geißelplatte, *d* = *Ap* Apikalplatten, *zw* = *Pr* Prääquatoriale Platten, *An* Antapikalplatten, *zw* = *Po* postäquatoriale Platten.

Die obere Schale (Epitheca) besteht sodann bei Goniodoma aus einem Deckel, welchen drei — apikale — Platten (*d' d'' d'''*) zusammensetzen und aus einem Zwischenband, welches aus fünf Platten konstruiert ist (zw^1 bis zw^5), man nennt sie Präquatorial- oder Präzingular-Platten. Die Hypotheca besteht spiegelbildlich aus fünf postäquatorialen bzw. postzingularen und drei antapikalen Platten. Der vordere und der hintere Pol unterscheiden sich aber dadurch, daß ersterer im Deckel einen Apikalporus trägt, welcher letzterem fehlt.

Nun gibt es Gattungen bzw. Arten, welche in den Panzer zu den oben erwähnten ganz konstant eine oder auch mehrere Zwischenplatten einschalten (Mangin nennt sie plaques supplémentaires). Dadurch werden sie unsymmetrisch, und wenn die Zwischenplatte bei den einen Individuen einer Art auf der rechten, bei den anderen auf der linken Seite liegt, gibt es rechte oder linke Formen (Mangin, Kofoid).

Die Panzer anderer hier nicht erwähnter Gattungen lassen sich fast immer auf den beschriebenen Typus zurückführen, wenn man eine Reduktion oder eine Vermehrung der Plattenzahlen in den verschiedenen Reihen annimmt. Bei Podolampas z. B. (Kofoid) ist der Gürtel kaum zu finden.

Das Gesagte mag durch Betrachtung der eigenartigen Gattung Ceratium etwas näher begründet werden. Sie spielt in der verschiedensten Form im Plankton eine ganz besondere Rolle, ist deshalb in allen Werken über die Planktonexpeditionen (Schütt, Karsten, Gran, Kofoid u. a.) ausgiebig behandelt, Jörgensen widmete ihr eine kurze übersichtliche Monographie, Kofoid beschäftigte sich auch mehrfach mit ihr. Auf der Bauchseite ist

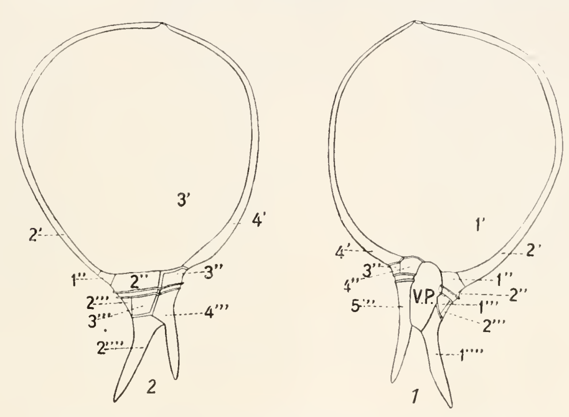


Fig. 43. *Ceratium gravidum* n. Kofoid. *VP* Ventralplatte.

(Fig. 42) der Gürtelring (*g*) und die außerordentlich große zarte hyaline Schloßtafel (*sch*), welche ihrerseits auch dreiteilig ist, leicht zu erkennen, die Geißelspalte (*gsp*) liegt ihr seitlich an. Der Apikaltafeln (*d*, Fig. 42, *1*, *2*, *Ap* 42, *3*, *4*) zählen wir vier, sie sind meist zu einem langen Horn ausgezogen, dann folgt das vordere Zwischenband, bestehend aus fünf prääquatorialen bzw. präzingularen Platten (*zw* bzw. *Pr*), nun der Gürtel (*g*), dann fünf postäquatoriale (postzingulare) Platten (*zw* bzw. *Po*) und endlich der antapikale Deckel, bestehend aus zwei Tafeln (*An*). Dieser ist bei einer Gruppe zu einem langen geraden Horn ausgezogen (Fig. 42, *1*, *2*), kleinere Hörner gehen aus gewissen postzingularen Platten hervor (Fig. 42, *1*, *2*). Bei einer anderen Gruppe, deren Vertreter Ceratium tripos ist (Fig. 42, *3*, *4*), wird ein Horn durch die Antapikalplatten, ein anderes von zwei postzingularen Platten (nach Kofoids Zählung Nr. 4 und 5) gebildet. Beide Hörner sind annähernd gleich groß und nach aufwärts gebogen.

Einen seltsamen Kontrast zu diesen, offenbar auf das Schweben in bestimmter Lage eingerichteten, Zellen bildet Ceratium gravidum (Fig. 43),

— mehrfach auch einer anderen Gattung zugezählt — hier sind die vier apikalen Platten, welche sonst das Horn bilden, zu einer gewaltigen Blase erweitert, welche den Zelleib einschließt. Hier wie fast überall ist auch der Apikalporus sichtbar.

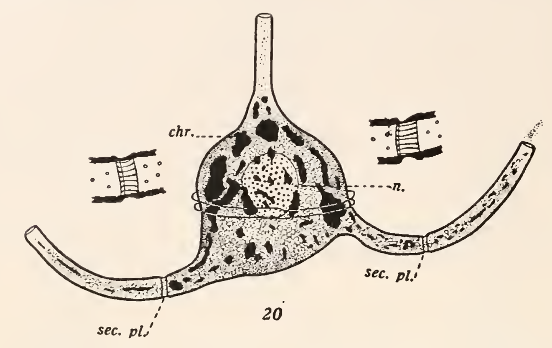


Fig. 44. *Ceratium protuberans* n. KOFOID. *chr* Chromatophoren, *n* Kern, *sec.pl* Ringriß

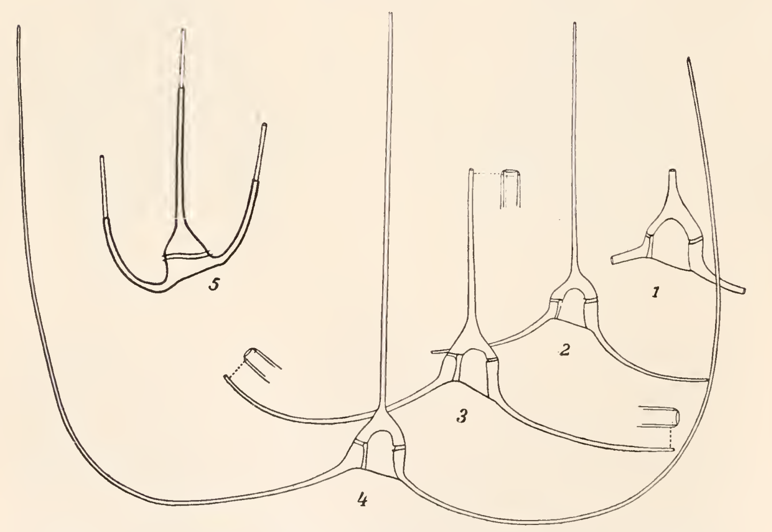


Fig. 45. *1—4 Ceratium trichoceras* n. KOFOID. *Ceratium Ostenfeldi* n. KOFOID.

Auf eine eigenartige Erscheinung bei Ceratien hat KOFOID aufmerksam gemacht. Besonders die langgehornten Arten dieser Gattung haben die Fähigkeit, ihre Hörner zu verkürzen, an gewissen Stellen wird die Zellwand in einer Ringfurche aufgelöst und bricht dann glatt ab (Fig. 44).

Die Bruchstelle scheint zeitweilig geöffnet zu bleiben. Es können unter Umständen (KOFOID) auch die abgebrochenen Hörner ergänzt werden

(Fig. 45), indem aus dem alten Panzer ein neues Horn vorgetrieben wird. Das dient natürlich zur Regulierung der Schwebefähigkeit.

In den erwähnten wie in anderen Gattungen haben die einzelnen Platten vielfach Fortsätze, Leisten, Stacheln usw. Die Plattenränder pflegen

Fig. 46 n. Schütt. *1—4 Peridinium ovatum* (Pouch.) Schütt. *5, 6 Per. divergens* Ehrbg. *7 Goniodoma acuminatum* Stein. *8 Dinophysis rotundata* Cl. et Lachm. *f* Falz. *i* Interkalarstreifen. *p* Poren.

solche vorzugsweise zu tragen, insbesondere erzeugen die an die Gürtel grenzenden Ränder der prä- und postzingularen Platten oft recht breite Lücken und Flügel, welche das Schweben dieser Organismen offenbar regulieren helfen.

Die Nähte zwischen den einzelnen Platten sind keineswegs ganz einfach gebaut. Sprengt man den Panzer durch Druck (Fig. 46) oder isoliert man die Platten durch Kalilauge, so machen sich bei Peridinium und Verwandten Unterschiede an den verschiedenen Rändern bemerkbar. Etwa die Hälfte der letzteren erscheint glatt abgeschnitten, die übrigen besitzen dünne, membranartige Fortsätze. Diese stellen die Falzränder (*f*) dar, sie greifen nämlich dachziegelartig (Fig. 46, *3*) unter den derberen Rand der Nachbarplatten (Fig. 46, *3*) und sichern so eine festere Verbindung. Diese wird noch verstärkt durch Unebenheiten (Riefen und Rillen (Fig. 46, *4*, *6*), welche korrespondierend in den Falzrändern wie in den von ihnen berührten Nachbarplatten ausgearbeitet sind. An jene Falze oder Nähte grenzen dann nicht selten besondere Interkalarstreifen (Fig. 46,

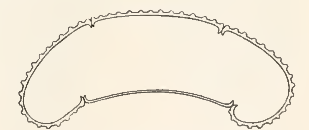


Fig. 47. *Ceratium hirundinella* n. Werner.

2, 6), welche die Einzelplatten umziehen und diese dadurch besonders augenfällig hervortreten lassen. Weiteres darüber bei SCHÜTT und KOFOID. MANGIN zeigte, daß die Interkalarstreifen bei gewissen Peridineen jedenfalls in der Jugend nicht vorhanden sind, daß sie erst später entstehen. Das will besagen: die Peridineenzellen sind trotz des Panzers wachstumsfähig, sie schieben diesen an den Falzen auseinander und schalten konform mit dem Wachstum oben zwei Streifen ein. BÜTSCHLI vermutete das schon.

Nach WERNER würden bei den Ceratien die Verbindungen in anderer Weise hergestellt als bei den Peridineen. Hier stoßen die Panzerplatten mit ziemlich breiten Wülsten gegeneinander (Fig. 47).

c) Die Vermehrung der Peridiniaceae.

Mir scheint, man könne zwei Typen der Vermehrung herausschälen. In dem einen Falle beteiligt sich der Panzer wesentlich an der Neubildung

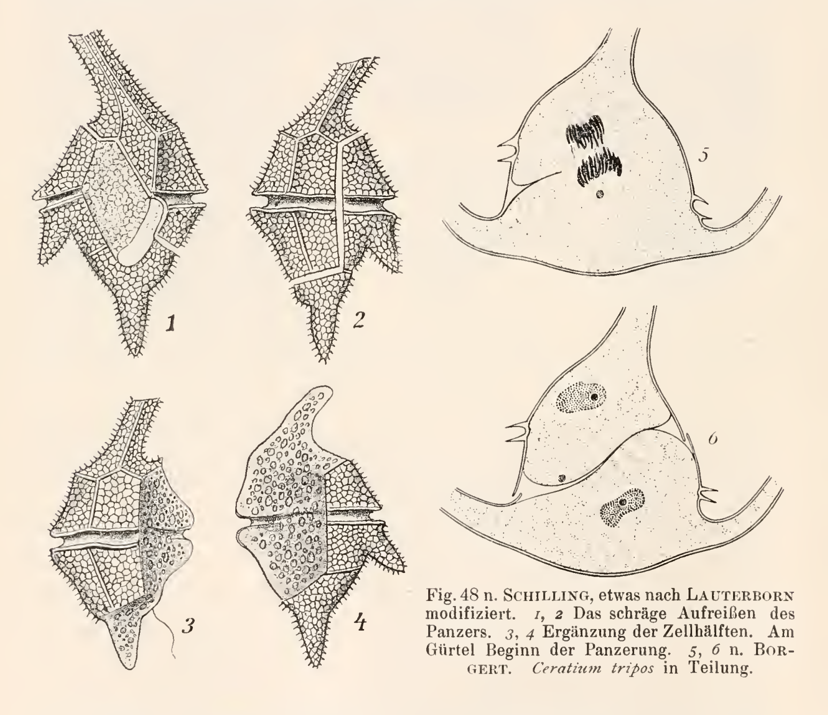


Fig. 48 n. SCHILLING, etwas nach LAUTERBORN modifiziert. *1, 2* Das schräge Aufreißen des Panzers. *3, 4* Ergänzung der Zellhälften. Am Gürtel Beginn der Panzerung. *5, 6* n. BORGERT. *Ceratium tripos* in Teilung.

von Zellen, er wird regelrecht in zwei Teile zerlegt, jede Tochter erhält eine Hälfte desselben und ergänzt dazu die andere. In den anderen Fällen wird der Panzer oder die Hülle gesprengt, die Tochterzellen bilden alles neu.

Dem Typus 1 folgen die Ceratien. Die Teilung ist eine Zweiteilung. Bei Beginn derselben reißen die Platten in einer zur Längsachse schrägen Richtung auseinander (Fig. 48, *1, 2*). Immer sind es bestimmte Prä- und

Postzingularplatten, welche jeder Zellhälfte zugewiesen werden. Diese sind damit zunächst völlig unsymmetrisch.

Die Sprengung des Panzers, welche in den Vormittagsstunden zu erfolgen pflegt, ist nachts eine Kernteilung vorausgegangen, welche bei dem fädig-wabigen Aufbau des Nukleus eigenartig verläuft. — Lauterborn, Klebs, Jollos, Borgert u. a. behandeln die Frage. Die Kernspindel stellt sich in der Zelle schräg, d. h. etwa um 45° gegen die Längsachse geneigt (Fig. 48, *4*, *5*). Senkrecht zur Kernspindel liegt der Riß im Panzer und gleichsinnig mit ihm beginnt nun eine Einschnürung des Plasmas meist vom unteren Rande her, welche endlich zur völligen Trennung auch der Plasmamassen führt (Fig. 48, *6*) Hand in Hand mit diesem Vorgang quellen die Plasmamassen aus den Panzerhälften hervor und stellen die alte Zellform annähernd wieder her (Fig. 48, *3*, *4*). Dabei finden (Mangin) wohl noch gewisse Drehungen der Schwesterzellen gegeneinander statt. Diese haften noch lange aneinander und lösen sich erst los, wenn beide zu selbstständiger Bewegung befähigt sind, wenn überhaupt die Ausgestaltung annähernd vollendet ist (vgl. die Fig. 49). Die Panzerung beginnt ziemlich spät, etwa auf dem in Fig. 48, *4* wiedergegebenen Stadium, wohl auch noch später, und zwar vom Gürtelbande her. In dessen Nähe sind die neuen Zellteile bereits ausgewachsen, wenn die Hörner noch Verlängerungen erfahren. Die jüngeren Zellhälften zeigen die Zellulosereaktion etwas leichter als die alten.

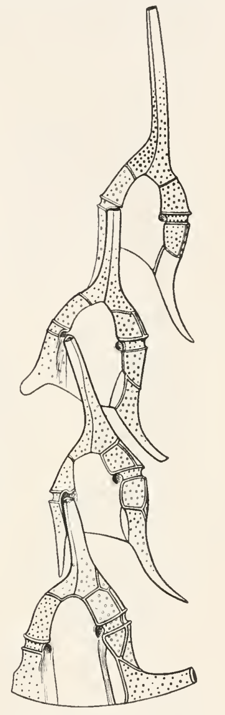


Fig. 49. *Ceratium tripos* n. Kofoid.

Die alten Geißeln arbeiten während der Teilung weiter, die Zellen kommen also nicht zur Ruhe. Nach den Beobachtungen von Kofoid können ältere Panzer, die auch stärker verdickt sind, offenbar unregelmäßig gesprengt werden. Mit diesen Sprengungen sind wohl auch Teilungen vorbunden, welche dann wieder zu normalen Individuen führen.

Vielfach kommen Kettenbildungen dadurch zustande, daß das Apikalhorn einer Zelle auf der Bauchseite der Schwesterzelle —, meist an einer Seite der Schloßplatte (Fig. 49) — festgeheftet wird. In einer Kette sind die Individuen, welche sie aufbauen, meistens gleich gestaltet, doch haben Gran, Lohmann und vor allem Kofoid Ketten beschrieben, in welchen die einzelnen Komponenten sowohl in der Dicke und Punktierung der Schalen bzw. Schalenhälften, als auch in bezug auf die Länge und Richtung der Hörner erheblich differieren. Die Fig. 49 gibt das besser als lange Beschreibung. Es handelt sich offenbar um dieselben Erscheinungen, welche bei Diatomeen vorkommen und dort noch ausführlicher zu besprechen sind. Ob das Mutationen seien, wie Kofoid will, möche ich wohl bezweifeln.

Dem oben erwähnten zweiten Typus der Vermehrung gehören Gymnodinium, Glenodinium, Peridinium u. a. an, die wir hier zuerst erwähnen. Im einfachsten Fall, z. B. bei Peridinium tabulatum, auch bei Glenodinium emarginatum usw. verliert die Zelle ihre Beweglichkeit und zerfällt durch eine schräg gelegene Einschnürung in zwei Tochterzellen (Fig. 50, *8*), die

unter Sprengung der Mutterhaut mit Geißeln versehen ins Freie gelangen. In anderen Fällen (Peridinium tabulatum u. a.) kontrahiert sich der Inhalt der Mutterzelle erheblich (Fig. 50, *4*) umgibt sich mit einer neuen Haut, und beginnt alsbald die Teilung (Fig. 50, *5*), welche oft erst vollendet wird, wenn das Ganze aus der Mutterzelle ausgestoßen wurde.

Gewisse Peridinium-Arten, Gonyaulax usw. ballen den Zellinhalt zusammen und umgeben ihn mit derber Haut, dann wird er aus der Mutterzelle ausgestoßen (Fig. 50, *7*) und nun erst beginnt die Teilung, welche meist zwei Schwärmer liefert (Fig. 50, *6*). Sie sprengen schließlich die Hülle. Bei Glenodinium (Fig. 50, *6*—*8*) tritt bald die in Fig. 50, *8*, bald die in Fig. 50, *6*, *7* wiedergegebene Art der Fortpflanzung in die Erscheinung. Man mag auch billig fragen, ob sie grundsätzlich verschieden seien. Ob bei anderen Arten ähnliches vorliege, steht dahin.

Fig. 50 n. Klebs. *1*—*3* *Gymnodinium rotundatum.* *4*, *5* *Peridinium tabulatum.* *6*, *7*, *8* *Glenodinium emarginatum.* *h* Hülle.

Die abgerundeten umhäuteten Zellen werden meist als Cysten bezeichnet; es dürften in ihnen gelegentlich mehr als zwei bewegliche Zellen entstehen, z. B. gibt Woloszynska für Peridinium coronatum deren acht an.

Wir werden später sehen, daß die Cysten zu Danerstadien werden können, welche ungünstige Zeiten überstehen, aber zunächst stellen sie nur vorübergehend ruhende Entwicklungsstufen dar, welche keine wesentlichen Mengen von Reservestoffen speichern. Die Ruhezeit kann ganz kurz sein, z. B. stellen Küster, Klebs, Jollos fest, daß gewisse Formen über Nacht unbeweglich werden, um sich zu teilen, bei Tag aber wieder von Geißeln ausgiebigen Gebrauch machen. Das ist das eine Extrem, im anderen ist das Cystenstadium sehr ausgedehnt und das Schwärmen wird auf eine kurze Spanne Zeit beschränkt. Dafür einige Beispiele.

Bei Gymnodinium rotundatum sah Klebs die beweglichen Zellen sich abrunden und sich mit einem Schleimfuß festsetzen (Fig. 50, *2*, *3*), um sich weiterhin mit Membran zu umgeben. Diese Cysten bilden dann auf nicht näher zu beschreibende Weise Doppelcysten und aus diesen gehen wieder Schwärmzellen hervor (Fig. 50 *1*).

Die verschiedenen Arten sind vielfach nicht ganz durchuntersucht. Besonders klar aber liegen die Verhältnisse bei dem von Klebs studierten Cystodinium. Die Schwärmzellen haben die typische Form Fig. 51, *8*). In den Kulturen von Klebs hielten sie plötzlich an, die Zellhaut zerriß und der nackte Inhalt trat heraus, um sich alsbald in eine halbmondförmige, wenn man will closteriumähnliche Zelle umzuwandeln (Fig. 51, *9*). Diese hat eine Haut erhalten, welche im wesentlichen aus Zellulose besteht, ein besonderer Fuß heftet sie meist am Substrat fest. Im Inneren liegen die zahlreichen Chromatophoren nahe der Zellwand, weiter nach innen finden sich viele Stärkekörner, daneben auch Öltropfen. Ein Augenfleck ist etwa in der Mitte sichtbar. Zunächst füllt das alles die Zellwand aus, dann zieht sich die Plasmamasse von dieser zurück und formt sich zu einem typischen Schwärmer (Fig. 51, *1*). Dieser zerfällt nach voraufgegangener Kernteilung in zwei Tochterzellen (Fig. 51, *5*). Soweit ich sehe, handelt es sich um eine Querteilung mit nachträglicher Verschiebung der Trennungswand. Die jungen Schwärmer werden (Fig. 51, *6*) durch einseitige Verquellung der Cystenwand frei und wachsen zu normaler Größe heran, um nun den geschilderten Lebenslauf von neuem zu beginnen.

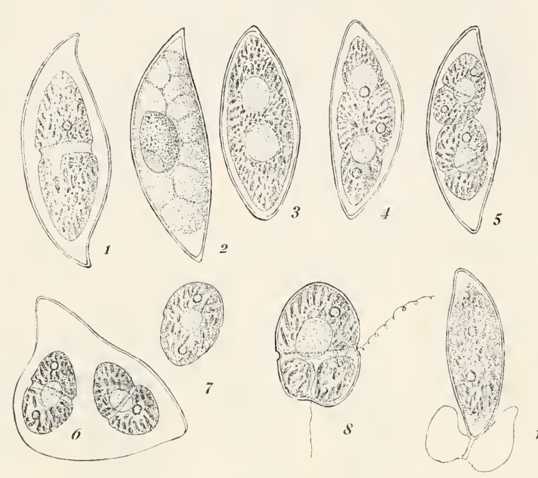


Fig. 51. *Csytodinium bataviense* n. Klebs.

Ein besonders langes Ruhestadium der Cysten zeigt Diplodinium, das Dogiel genauer beschrieben hat. Es ist nichts anderes als Pyrocystis lunula f. lunula, die zuletzt Apstein und vor ihm andere Forscher im wesentlichen richtig beschrieben hatten. Dasselbe bildet große Cysten, welche (Fig. 52, *1*) Kern und Chromatophoren einseitig tragen. Die Plasmamasse zerfällt nach voraufgegangener Kernteilung in vier Portionen und diese werden durch Längsteilung in 8, dann in 16 Zellen zerlegt. Anfänglich wohl bis zum gewissen Grade peridineenähnlich, werden sie später sichelförmig, wie ein Closterium, dabei umgeben sie sich mit Zellulosehaut (Fig. 52, *2—4*). Sehr bald bilden sich in ihrem Inneren 8—16 Gymnodinium-ähnliche Zellen, fast genau so, wie es für Cystodinium beschrieben wurde (Fig. 52, *5—8*). Die Schwärmer verlassen die Cysten und werden wahrscheinlich wieder zu den großen, kugeligen Zellen.

Hypnodinium (Klebs) hat große, kugelige Zellen, die an manche Protococcoideen erinnern mögen. Die Wand besteht wieder aus Zellulose. Nahe derselben finden sich die durch Plasmastränge netzig verbundenen Chromatophoren, zwischen ihnen an einer Stelle ein Augenfleck. Innerhalb der ersteren liegt Stärke. Der Kern ist im Zentrum aufgehängt (Fig. 53, *1*).

Bald zieht sich der Plasmainhalt von der Wand zurück und gestaltet sich zu einer peridineenähnlichen Zelle (Fig. 53, *2*), diese teilt sich einmal (Fig. 53, *3*), die Teilprodukte haben ebenfalls Längs- und Querfurche, aber, soweit bekannt, keine Geißeln. Sie werden unter Platzen der Mutterzellhaut frei, verlieren dabei ihre Furchenstruktur und erscheinen alsbald wieder als große Kugeln (Fig. 53, *4*, *5*).

Manche Gymnodinien treten als charakteristische Parasiten auf (DOGIEL), sie sind dann auch lange im unbeweglichen Stadium (s. auch CHATTON, Blastodinium).

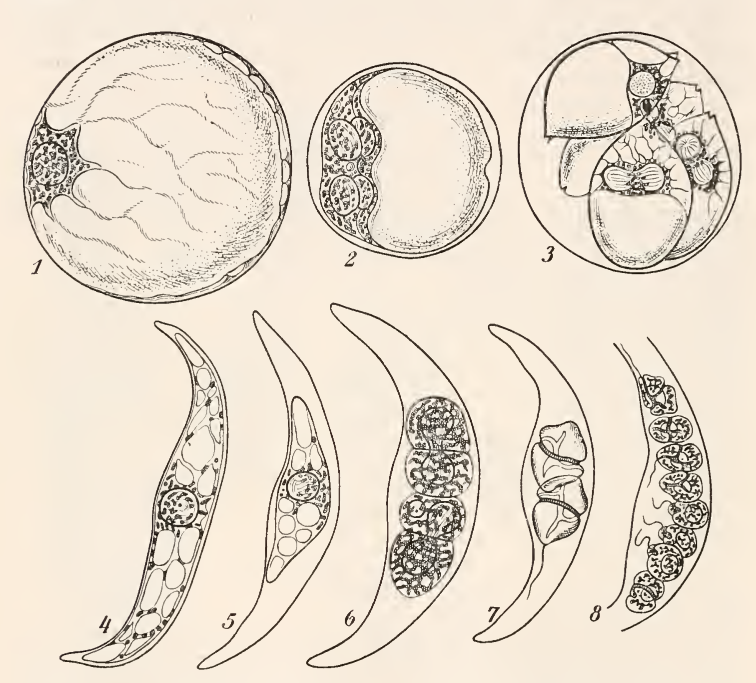


Fig. 52. *Diplodinium Lunula* n. DOGIEL. *1—3* kugelförmige Cyste in Teilung. *4—8* halbmondförmige Cyste in Schwärmerbildung.

Denken wir uns die Tochterzellen von Peridinium tabulatum (Fig. 50, *4*, *5*) unbeweglich und außerdem mit einer starken Schleimhülle umgeben, so erhalten wir die Kystes muqueux, die VIRIEUX für Peridinium Westii beschrieben hat. Sie werden in Menge gebildet und schweben an der Wasseroberfläche. Solche Formen öffnen wohl das Verständnis für die Gallertsporen, welche SCHÜTT erwähnt. Es sind das Gruppen von Zellen, welche durch Schleim zusammengehalten werden; in diesem sind die gesprengten Mutterzellen noch sichtbar. Es mag sich um Schwärmer handeln, die zu Palmellen wurden. Man übersieht auch hier nicht ganz, wie lange die geißellosen Stadien andauern, ja, es ist nicht einmal zu sagen, ob sie ungünstigen Bedingungen ihr Dasein verdanken.

Das ist nun aber sicher der Fall bei den Dauer-(Schutz-)Cysten von Gymnodinium, Peridinium u. a. Diese entstehen (Ohno, Suchlandt) wie die normalen unter Kontraktion des Zellinhaltes, erhalten dann aber eine derbe Membran, welche gelegentlich mit Schleimhüllen umgeben (Virieux) oder mit Fortsätzen usw. begabt ist. Im Inneren häuft sich Stärke, rotes Öl usw.

Dauerzellen bilden auch die Ceratien. Nach Schilling, Folgner u. a. zieht sich wieder der Inhalt von der Membran zurück, bildet eine derbe Haut und speichert Reservestoffe (Fig. 54, *1*). Bei Eintritt günstiger Bedingungen wächst die Zelle unter Sprengung aller Häute zu einem neuen Ceratium heran (Fig. 54, *3*).

Jollos u. a. schildern Dauercysten der nämlichen Gattung, welche durch Hervorquellen des Inhaltes aus dem Panzer gebildet werden.

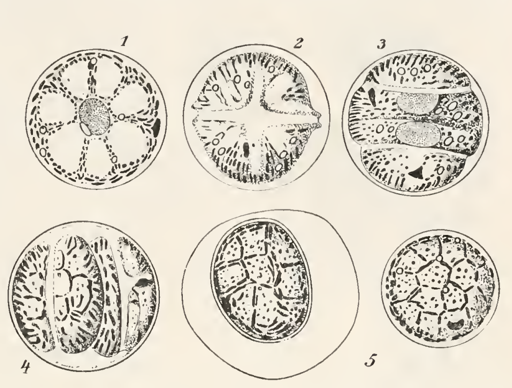


Fig. 53. *Hypnodinium sphaericum* n. Klebs. *1* Durchschnitt einer Zelle. *2* Inhalt zur Peridinee umgestaltet. *3* Teilungsstadium. *4* Haut mit zwei Gymnodinien. *5* Entleerung; beide Sprößlinge mit Zellhaut umgeben.

Ganz kürzlich haben Huber und Nipkow Dauercysten von Ceratium hirundinella aus dem Zürichsee beschrieben. Diese sind meist mit drei Hörnern versehen und je nach der Varietät etwas verschieden, von der sie abstammen; sie finden sich in den Schichten des Faulschlammes auf dem

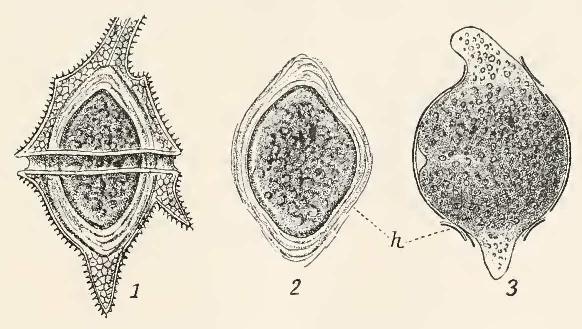


Fig. 54 n. Schilling. *Ceratium cornutum.* *1* Dauerzelle in der Mutterzelle. *2* Dies. isoliert. *3* Dies. keimend. *h* Hülle.

Seeboden und diese Lagerung ermöglicht die Bestimmung des Alters. Die beiden Forscher konnten für Ceratium $6^1/_2$ Jahre, für Peridinium $16^1/_2$ Jahre alte Ruhezellen nachweisen, die noch vollkommen keimfähig waren. Die Neuentwicklung beginnt mit einigen Umordnungen des Cysteninhaltes, bei welchen schon eine Querfurche sichtbar wird; dann reißt die Haut auf und

heraus tritt eine nackte Zelle, welche fast genau die Form eines Gymnodinium hat — Gymnoceratium nennen es HUBER und NIPKOW. Das Apikalende ist anfänglich stumpf und gerundet, das Antapikalende ist etwas spitzer. Durch Streckung des ersteren, durch Ausstülpungen am letzteren bildet sich dann einige Stunden nach dem Ausschlüpfen das Praeceratium-Stadium, welches schon annähernd die endgültige Form hat, aber noch völlig nackt ist. Die Panzerung beginnt in der Zellmitte. Der Gürtel und die beiderseits angrenzenden Platten werden zuerst sichtbar, die Hörner sind noch unbedeckt. Erst allmählich werden auch diese mit dem harten Skelett überzogen; ihre Spitzen zuletzt.

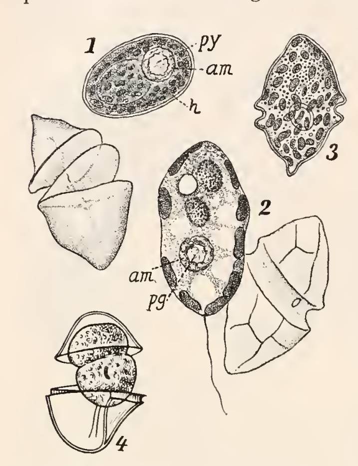


Fig. 55. *1—3 Heterocapsa triquetra* n. SCHÜTT. *4 Glenodinium pulvisculus* n. STEIN, aus SCHÜTT. *py* Pyrenoid, *am* Stärke.

Eine Folge schlechter Zeiten ist wohl eine Erscheinung bei Glenodinien, Peridineen, Heterocapsa u. a., die man als Häutung bezeichnen kann (Fig. 55). Sie erfolgt in Objektträgerkulturen usw. Das Plasma zieht sich nach SCHÜTT, z. B. bei Peridinium ovatum, von der Membran etwas zurück und scheidet eine zusammenhängende, nicht strukturierte Hülle aus. Dann aber wird der Panzer gesprengt und zwar bei manchen Arten (Heterocapsa usw.) unter Aufreißung des Gürtelbandes (Fig. 55, *1*), bei anderen (Peridinium spec.) unter Sprengung der Plattennähte an einer beliebigen Stelle (Fig. 55, *2*). Schließlich wird auch die weiche Hülle zerrissen und der Plasmainhalt tritt als nackte Zelle heraus, welche meistens sofort die typische Peridineenform hat oder doch bald erhält (Fig. 55, *4*). In diesem Zustande bewegt sie sich meistens nur kurze Zeit, dann umgibt sie sich mit Membran resp. Panzer (Fig. 55, *3*).

Eine geschlechtliche Fortpflanzung glaubt ZEDERBAUER bei Ceratium gefunden zu haben; nach ihm legen sich die Zellen paarweise zusammen, entsenden einen Kopulationsschlauch und lassen in diesen den gesamten Inhalt jeder Zelle eintreten. Weiteres ist nicht bekannt und manche Forscher, neuerdings KLEBS, HUBER und NIPKOW haben gegen ZEDERBAUERS Angaben Bedenken erhoben mit dem Hinweis, daß er vielleicht Cysten oder Abnormitäten vor sich hatte. Einige von seinen Bildern sprechen schon dafür. Aber ENTZ beschreibt einen ähnlichen Vorgang, nur läßt er durch den Kopulationsschlauch den Inhalt der einen Zelle völlig in die andere übertreten. Hier bildet sich dann eine Cyste, welche zeitweilig ruht. Auch das bezweifeln HUBER und NIPKOW. Die Sache bedarf danach sehr der eingehend erneuten Prüfung, um so mehr, als WOLOCZYNSKA wieder andere Angaben in dieser Richtung macht.

4. Phytodiniaceae

hat KLEBS eine Gruppe von Gattungen genannt, welche auf Geißeln, Furchen und Augenfleck verzichtet haben und nur noch durch den ganzen Zellenbau als Derivate der Peridineen erkennbar sind. Das oben genannte Hypnodinium bildet den Übergang zu ihnen.

Pyrocystis noctiluca findet sich oft in gewaltiger Menge im Plankton und ruft neben anderen Organismen das Meerleuchten hervor. Es ist das Pyrocystis lunula f. globosa Apstein. Er wie andere Forscher hatten sie wohl irrtümlich in den Entwicklungsgang von Diplodinium gebracht, im übrigen richtig beschrieben. Sie stellt als Seitenstück zu Halosphaera kugelige Zellen von $^1/_2$—$^3/_4$ mm Durchmesser dar. Die Zellenwand zeigt Zellulosereaktion der große Zellkern hängt an zahlreichen von ihm ausstrahlenden Plasmafäden.



Fig. 56. *Pyrocystis noctiluca* n. MURRAY aus KLEBS. *1* Zelle mit Plasmanetz. *2* Kontraktion des Plasmakörpers. *3* Teilung in zwei neue Zellen.

Gelbe Chromatophorenscheibchen lagern hauptsächlich an der Peripherie. Nach starker Kontraktion teilt sich der Plasmainhalt in zwei oder vier bewegungslose Kugeln, die aus der zerrissenen Hülle austreten (Fig. 56, *1*—*3*).

Phytodinium (Fig. 57, *7*, *8*) simplex Klebs ist tatsächlich sehr einfach. Kugelige oder ovale Zellen mit ziemlich großem Kern strecken sich etwas und teilen sich der Quere nach. Das ist alles.

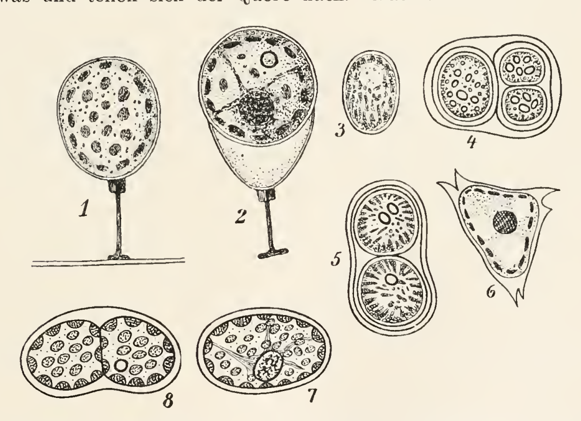


Fig. 57 n. KLEBS. *1*, *2* *Stylodinium*. *3*, *4*, *5* *Gloeodinium*. *6* *Tetradinium*. *7*, *8*, *Phytodinium*.

Tetradinium (Fig. 57, *6*) ist eine tetraedrische Zelle mit gelben Chromatophoren, kurzen Hörnern an den Zellecken usw., sie erinnert an Tetraedron, Pseudotetraedron usw.

Stylodinium hat einen festen Zellulosestiel und Zellulosewand, aus dieser kann der Inhalt ausschlüpfen (Fig. 57, *1*, *2*).

Gloeodinium endlich ist ein vollendetes Seitenstück zu Protococcoideen.

Anhang: **Glaucocystis.**

Die blaugrünen Zellen der Glaucocystis Nostochinearum Itzigsohn wurden von Hieronymus, Bohlin, Griffith, Chodat u. a. untersucht, haben aber im System noch immer keine Ruhe gefunden. Die ellipsoidischen Zellen vermehren sich durch Auto- bzw. Aplanosporen, ganz ähnlich wie das später für Oocystis u. a. zu beschreiben sein wird, d. h. der Inhalt zerfällt in vier unbewegliche Zellen, deren Haut von derjenigen der Mutterzelle völlig unabhängig ist. Das gab Veranlassung, sie zu den Scenedesmaceen in Verbindung zu bringen (s. Brunnthaler, Pascher). Allein der Abweichungen sind doch zu viele. Die Zellwand besteht aus zwei Hälften, welche im Äquator in einem feinen Ring vereinigt sind. Die Chromatophoren sind blaugrün, stäbchenförmig. Sie strahlen oft, ein wenig gebogen, von einem Punkt aus, liegen aber auch nicht selten, kurz stäbchenförmig, unregelmäßig durch das Plasma verteilt. Der Kern ist nach Chodat groß und hat einen gut entwickelten Nukleolus. An der einen Längsseite der Zelle ist das Plasma frei von größeren Einschlüssen und deshalb erscheint die ganze Zelle unsymmetrisch (Chodat). Alle diese Befunde lassen es unmöglich erscheinen, die Algen den Cyanophyceen einzureihen, wie z. B. Griffith will. Chodat gründet deshalb eine besondere Familie, die er in gewisse Beziehung zu den Phytodiniaceen bringt. Ich stelle sie vorläufig auch dahin, obwohl noch erhebliche Zweifel bestehen. Der gewählte Platz ist wohl besser als die anderen, welche bislang vorgeschlagen wurden.

Allgemeines.

Die Haut bzw. der Panzer der Dinoflagellaten besteht überall aus Zellulose, aber doch aus einer ihr nahe stehenden Substanz. Die Angaben der älteren Autoren lauten freilich, bezüglich der Löslichkeit in Kupferoxydammoniak, nicht immer gleich. Neuerdings gibt Mángin an, daß eine innere dünne Schicht aus unbekannter Substanz überlagert werde durch eine äußere dicke Lage, welche die Hauptmasse der Haut ausmacht, diese besteht aus reiner Zellulose. Kofoid läßt letztere noch wieder von einer kutikularen Schicht überzogen sein. Die Wand der Peridineen wird im Tierkörper (Mangin) kaum verdaut, dagegen in der Natur durch Bakterien unter Bildung von Ätzfiguren leicht zersetzt.

Die ganze Haut der Peridineen, auch der gepanzerten, erscheint nach Schütt zunächst als ein dünnes, strukturloses Häutchen, das dann später erst den für die einzelnen Arten charakteristischen Bau erhält, aber in diesem werden Öffnungen ausgespart, und solche bleiben erhalten, auch wenn die Membran später Verdickungen erfährt. Die so entstehenden völlig offenen Poren durchsetzen die fertige Membran meist gerade, gelegentlich auch schräg; sie erscheinen mit Vorliebe (*p* Fig. 45, *5*, *6*) in der Mitte der Felder zwischen den Netzverdickungen, doch kommen (Fig. 45, *8*) natürlich auch andere Anordnungen vor.

Die primäre Membran bleibt auf ihrer Innenseite dauernd in direktem Kontakt mit dem Plasmakörper der Zelle. Alle Verdickungen: Netze, Leisten, Flügel usw. werden ihr nach Schütt von außen her aufgesetzt. Sie alle erscheinen zunächst als ganz dünne Linien, als zartes Netzwerk usw., welches später verstärkt und vergrößert wird. Das wäre also ein typischer Fall zentrifugalen Wachstums, für welches Schütt in den riesigen Längsflügelleisten der Ornithocercus-Arten noch ein besonders gutes Beispiel gefunden zu haben glaubt. Hier erscheint zunächst der Flügel durch nur wenige derbe radiäre Strahlen verstärkt. Darauf tritt eine Randverbindung zwischen

ihnen auf und endlich wird ein kompliziertes Randnetz ausgebaut — das alles unter ständiger Verbreiterung des Flügels an seinem äußeren Rande.

In allen diesen Fällen würde lebendes Plasma durch die oben geschilderten Poren heraustreten, und alle Vorsprünge solange mindestens überziehen, als sie wachsen.

Direkt sichtbar machen ließ sich eine solche Masse mit einiger Sicherheit auf den oben genannten Ornithocercus-Flügeln. Bei einer größeren Zahl von Peridineen aber konnte SCHÜTT außerdem zeigen, daß Plasma aus verschiedenen Öffnungen austritt. So fand er lange pseudopodienartige Plasmafortsätze, welche besonders bei Podolampas und Blepharocysta aus der Geißelspalte hervorragten, um später wieder eingezogen zu werden; andere Forscher sahen bei Gymnodinium Pseudopodien aus der Querfurche entspringen. Ferner lassen fast alle Ceratien, Podolampen usw. aus der Apikalöffnung ganz normalerweise Plasma austreten, und schließlich konnten bei Ceratium u. a. feine aber lange Fäden außerhalb der Zellen gefunden werden, welche die gewöhnlichen Poren durchsetzt haben mußten. KRAUSE fand Ähnliches.

Dienen nun auch diese Massen — speziell die aus dem Apikalporus vordringenden — in erster Linie zur vorübergehenden Festheftung der Zellen am Substrat, so zeigen sie doch, daß die Peridineenzelle durch alle Öffnungen der Membran Plasma zu entsenden vermag und scheinen damit eine Stütze für SCHÜTTS Auffassung abzugeben. Dieser stimmt KOFOID zu. MANGIN aber äußert Bedenken, und meint, es könne vieles auch durch Wachstum von innen heraus erklärt werden. So muß auch mit Hinblik auf die bei Diatomeen neuerdings festgestellten Dinge erneute Prüfung angeraten werden. Ich sollte aber meinen, daß bei Ornithocercus die Annahme SCHÜTTS kaum zu umgehen sein wird, so wenig wie bei Planktoniella unter den Diatomeen.

Die Geißeln (Fig. 58, *1*) entpringen, wie schon erwähnt, aus der Geißelspalte und zwar unmittelbar unter einander bei den gepanzerten Formen, bei manchen Gymnodinien dagegen, welche eine stark schraubige Querfurche haben, entspringt die Quergeißel oben, die Längsgeißel weit tiefer unten an den Schnittpunkten von Quer- und Längsfurche. Die Geißeln sitzen wohl, wie bei den Cryptomonaden, einem Basalkorn auf und haben Verbindung nach dem Kern (s. JOLLOS). Die Längsgeißel ist im allgemeinen gestreckt, und zwar nach hinten, die Quergeißel ist schraubig aufgerollt. Im allgemeinen wird angegeben, daß beide bandförmig seien. Die Quergeißel mag in der Furche, in der sie liegt, vor allem auch in den Leisten, die diese umgeben, einen gewissen Schutz finden, sie verändert ihre Lage in diesen in toto wenig, macht aber stark wellenförmige Bewegungen. Deshalb wird sie für die Rotation verantwortlich gemacht, welche die Dinoflagellaten um ihre Achsen ausführen. Im ganzen stellt der Weg, welchen die Peridineen beschreiben, die übliche Schraubenbahn dar. Dabei geht das apikale Ende voran, doch kommt gelegentlich auch Rotation um die Querachse vor und schließlich findet abnormerweise eine Rückwärtsbewegung statt, die wohl als Schreck gedeutet werden muß. Die Längsgeißel ist nach der üblichen Auffassung für die Vorwärtsbewegung verantwortlich, BÜTSCHLI meint aber, sie diene in erster Linie als Steuer.

Augenflecke sind bei manchen, nicht bei allen Peridineen vorhanden. SCHÜTT beschreibt die Kombination einer dunkelfarbigen Masse mit einem hellen, linsenähnlichen Körper. KLEBS erwähnt ein besonders großes, vielleicht kompliziertes Stigma bei Gymnodinium usw.

Die meisten Peridineen sind braungelb bis gelbbraun; einzelne Arten sind hellgelb, andere gelbgrün, und auch Grünfärbung kommt vor, ja SCHILLING

gibt für Gymnodinium aeruginosum eine blaugrüne Farbennuance an. Daneben kommen farblose Arten und Gattungen vor und hier wie bei Euglenen u. a. dürfte dieselbe Spezies bald farbig, bald farblos auftreten können (z. B. Ornithocercus).

In vielen farblosen oder wenig gefärbten Formen konnte SCHÜTT trotzdem Chromatophoren sicher nachweisen, und solche sind natürlich bei allen gefärbten Gattungen und Arten als die ausschließlichen Träger der Chromophylle unschwer zu erkennen, sobald man nur die betreffenden Objekte im frischen, lebenden Zustande untersucht.

Die Chromatophoren geben an Wasser einen braunroten Farbstoff ab (SCHÜTTS Phykopyrrin), der als Chlorophyllderivat angesprochen wird, weil er die Absorption im Rot zeigt. Sodann extrahiert Alkohol leicht das portweinrote Peridinin (vielleicht dem Xanthophyll vergleichbar) und schließlich noch das Chlorophyllin (gelbgrün und mit dem eigentlichen Chlorophyll sehr nahe verwandt). Nach SCHILLINGS Angaben scheint bei dem obengenannten Gymnodinium aeruginosum noch ein blauer Farbstoff zugegen zu sein.

Daß diese Farbstoffe, die immerhin noch wesentlich genauerer chemischer Prüfung und Isolierung bedürfen, durch Auftreten in wechselnden Mengen zahlreiche Nuancierungen bedingen können, ist ohne weiteres klar, und auf Grund der gewonnenen Erfahrungen darf man vielleicht annehmen, daß die vereinzelten roten Peridineen kein Florideenrot besitzen, sondern eine Mischung obiger Farbstoffe.

Die früher angenommene Identität des Peridineen- und des Diatomeenfarbstoffes existiert nicht; beide sind wesentlich verschieden, und schon in größeren Anhäufungen von Peridineen kann man nach SCHÜTT makroskopisch einen mehr braunroten Farbenton wahrnehmen gegenüber dem der Diatomeen, der mehr ledergelb ist.

Die Chromatophoren der Peridineen sind empfindlicher gegen Störung von außen her als die irgendeiner anderen Pflanzenzelle, sie zeigen bei Präparation, Konservierung und sonstigen Störungen leicht Kontraktion und Ortsveränderungen. An unverletztem Material aber erkennt man, daß die Farbstoffträger keine andere Lagerung haben, als in Algenzellen auch; d. h. sie liegen an der Peripherie ausgebreitet (Fig. 58, *2*), nur gelegentlich rücken sie auch in die Zellmitte vor und umgeben den Kern.

Die Form der Chromatophoren ist eine wechselnde, die Zerteilung in zahlreiche runde oder mehr weniger stark gelappte Scheibchen oder Stäbchen überwiegt fast überall.

Nicht selten, z. B. bei Podolampas, sind die Chromatophoren strahlig um ein Zentrum geordnet, das selber aus farblosem Plasma besteht — ob etwa ein Pyrenoid den Zusammenhang bedinge, wird nicht erwähnt. Bei ungünstigen Bedingungen ballen sich die Farbstoffträger um jenes Zentrum zusammen.

SCHÜTT sah bei einigen Formen die Chromatophoren in einem bruchsackartigen Körper aus der Geißelspalte hervortreten.

Assimilat bzw. Reservesubstanz ist bei den Dinoflagellaten Fett und Öl oder Stärke. KLEBS meint, daß die marinen Formen vorzugsweise Öl, die Süßwasserperidineen aber Stärke enthalten. Das würde erklären, weshalb manche Forscher, z. B. SCHÜTT, die Stärke vermißten, während nicht wenige andere sie auffanden. Übrigens können beide Körper nebeneinander vorkommen, gibt doch SUCHLANDT an, daß Peridinium Pascheri im apikalen Ende Öl, im entgegengesetzten aber Stärke führe. Außerdem kommen Hämatochrom und andere gefärbte Massen vor. Die Öltropfen sind oft von einer ganz charakteristischen Farbenuance.

Das Öl wird nach SCHÜTT von besonderen Fettbildnern (Lipoplasten) hergestellt, die Stärke soll unabhängig von den Chromatophoren im Plasma (durch Leukoplasten?) entstehen. Pyrenoide, von den Chromatophoren gesondert, liegen jedenfalls bei einigen Arten inmitten der Zelle (Fig. 55).

Die farblosen Dinoflagellaten leben saprophytisch, einige aber nehmen feste Nahrung zu sich. SCHILLING schildert speziell für Gymnodinium hyalinum die Aufnahme von Chlamydomonaden. Die Zellen verlieren die Geißeln, werden amöboid und umfließen die Algenzellen, um sie größtenteils zu verdauen. Der Rest wird ausgestoßen. Für andere Gymnodinien haben schon ältere und neuere Forscher (z. B. DANGEARD) tierische Lebensweise angegeben. PASCHER beschreibt ein Dinamoebidium, das vorzugsweise amöboid auftreten und nur noch gelegentlich in normale Schwärmerform übergehen soll. — SCHILLING fand sogar in den behäuteten Zellen des Glenodinium edax feste Nahrung. Sie scheint während einer Häutung der Zelle aufgenommen zu werden.

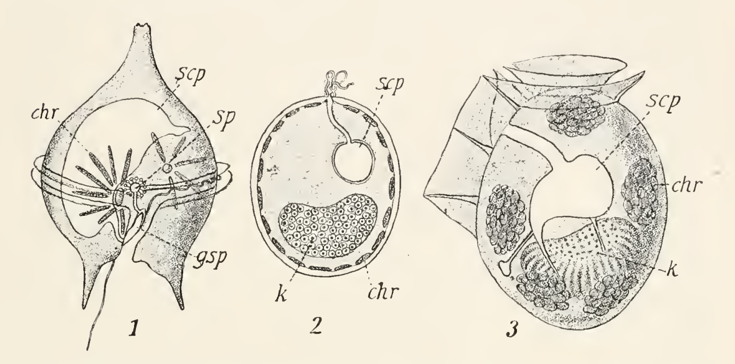


Fig. 58 n. SCHÜTT. *1 Peridinium divergens* Ehrbg. *2 Exuviaella marina* Cienk. *3 Dinophysis ovum* Schütt. *sp* Sammelpusule. *scp* Sackpusule. *gsp* Geißelspalte. *k* Kern. *chr* Chromatophoren.

Wie die Zellen höherer und niederer Pflanzen, enthalten auch diejenigen der Dinoflagellaten normale Vakuolen in wechselnder Anordnung — zumeist ziemlich peripher gelegen und von Strängen, Platten usw. des Plasmas durchzogen, das den Kern in der Mitte einschließt.

Neben diesen Vakuolen kommen diejenigen spezifisch entwickelten Organe vor, welche SCHÜTT Pusulen genannt hat.

Die fraglichen Gebilde sind kugel- bis birnförmige, doch auch gelegentlich sehr abweichend gestaltete Hohlräume, welche mit wässeriger Lösung gefüllt und im Gegensatz zu den gewöhnlichen Vakuolen mit einer ziemlich derben und deutlich sichtbaren Hautschicht umgeben sind. Den Hauptraum bildet wohl stets die sogenannte Sackpusule (*scp* Fig. 58), welche mit einem oft nur schmalen Ausführungskanal in die Geißelspalte mündet (*gsp* Fig. 58, *1*). Die Sammelpusule (*sp*) ist meist kleiner, sie mündet ebenfalls durch einen Kanal in die Geißelspalte, und zwar ist sie in einzelnen Fällen sicher, in anderen wahrscheinlich von dem Kanal der Sackpusule völlig getrennt. Die Sammelpusule wird dann noch von einer großen Schar von kleinen Säckchen umgeben, welche SCHÜTT Tochterpusulen nennt. Er hält sie für konstante Gebilde. KOFOID aber weist darauf hin, daß

diese wie auch die akzessorischen Pusulen labile Körper sind, vergleichbar den normalen Vakuolen. Sie lösen sich von den großen Pusulen los, durchsetzen das Plasma des Zelleibes, ja sie können es bedingen, daß unter gewissen Bedingungen ein Teil der Pusulenflüssigkeit an die Peripherie der Zelle befördert wird. Die Sack- und die Sammelpusule, welche einigermaßen konstant bleiben, auch nach Kofoid, sind durch eine ziemlich derbe Hyaloplasmaschicht umgrenzt, für die anderen trifft das aber nicht mehr zu; sie gleichen durchaus den normalen Vakuolen, ja sie gehen gewiß in diese über.

Ziemlich evident ist, daß die Pusulen mit den pulsierenden Vakuolen der Euglenen, der Cryptomonaden usw. in Parallele zu bringen sind, die wenigsten zum Teil auch in die Geißelspalte einen Ausgang haben. Die Homologisierung dürfte auch dann noch zutreffen, wenn die Organe, wie Schütt angibt, nicht normal pulsieren, sondern nur gelegentlich wachsen oder abnehmen.

Der Kern liegt bei den meisten Dinoflagellaten genau in der Zellenmitte, bei Dinophyseen und Prorocentricae ist er meistens gegen das rückwärtige Ende verschoben. Trotz mehrfacher Untersuchungen ist die Frage über seinen Aufbau durchaus nicht ganz geklärt. Bütschli, Schütt, Lauterborn, Borgert, Jollos u. a. haben sie bearbeitet. Klebs stellte die gesicherten Tatsachen zusammen. Danach gibt es bei vielen Peridineen einen aus zahlreichen Fäden — wohl Chromatin — zusammengesetzten Kern. Die Fäden sind unregelmäßig durcheinander geschlungen. Ein zweiter Kerntypus kommt vor, bei welchem ein mehr feinkörniges Gerüst in die Erscheinung tritt. In solchen Bildungen pflegen ziemlich große Nukleolen (und zwar 1—3) zugegen zu sein. Sie sind mit Vorliebe an der Peripherie des Kernes gelagert. Übergänge von der einen zur anderen Kernform sind wohl vorhanden. Die Kernteilungen werden vielfach als Mittelding zwischen mitotischer und amitotischer Teilung bezeichnet. Ich möchte fast glauben, es handle sich um Mitosen, welche durch die überaus große Chromosomenzahl ein etwas abweichendes Aussehen gewinnen. Jollos betont das Vorhandensein eines Karyosoms, das auch ein Centriol einschließt. Ersteres mag bei der Spindelbildung beteiligt sein, letzteres soll den Ausgangspunkt für die Geißeln bilden.

In der Gruppe der Dinoflagellaten bilden zweifellos Haplodinium und Desmomastix ein Verbindungsglied hinüber zu den Cryptomonaden. Die schon bei diesen angedeutete Ungleichheit der Geißeln ist hier fast ins Extrem getrieben, die bei den Cryptomonaden so charakteristische Einkerbung und Furche ist bei Haplodinium zum mindesten stark angedeutet. In beiden Fällen ist die Zelle abgeflacht, die Kerne haben die gleiche Lage am Hinterende, die Chromatophoren liegen der Wand in Zweizahl an. Die übrigen Prorocentricae sind ähnlich, die Zweischaligkeit bedeutet einen Fortschritt in einer bestimmten Richtung. Nicht wenige Forscher, vor allem Pascher, möchten dann die Dinophyseen an die Prorocentricae anschließen. Ich bin ihm gefolgt, will aber nicht verschweigen, daß die Sache keineswegs sicher ist. Die Gruppe der Oxytoninen hat genau den Zellbau wie die typischen Peridineen, aber der Gürtel ist sehr weit nach oben gerückt, Ober- und Unterschale werden damit sehr ungleich, es entsteht ein „Krug mit Deckel“ und man kann fragen, ob nicht diese Gruppe die Verbindung zwischen Dinophyseen und Peridineen herstelle.

Ob man die Gymnodinien und die eigentlichen Peridineen an die Prorocentricae anschließen dürfe, ist mehr als zweifelhaft. Sie gehen eher

zurück auf die Nephroselmiden, bei welchen ja — wenn Paschers Beschreibung richtig ist — bereits eine Furche auf der Bauchseite erkannt wird, die sich dann bei den Hemidinien, Gymnodinien usw. weiter entwickelt haben mag. Ähnlichkeiten nicht bloß mit Nephroselmis und Verwandten, sondern mit allen Cryptomonaden sind dann gegeben in den sehr variablen Färbungen, den Assimilaten usw.

Stimmen wir dem oben Gesagten zu, so müssen wir wohl zugestehen, daß die Prorocentricae und die eigentlichen Peridineen nicht den gleichen Ursprung haben können. Sie gehen wohl getrennt auf ähnliche, aber nicht auf gleiche Formen zurück. Man wird dann noch einen Schritt weiter gehen wollen und sagen: Cryptomonaden und Dinoflagellaten lassen sich auch nicht direkt auseinander herleiten, — was für viele fast selbstverständlich erscheint. Auch für sie wird man höchstens nach einer gemeinsamen bislang unbekannten Basis suchen müssen.

Auf alle Meinungsverschiedenheiten und älteren Angaben zurückzugreifen, ist nicht möglich. Ich verweise auf Bergh, Bütschli, Klebs, Pascher, Scherffel, Poche u. a. In den vorstehenden Zeilen steht nichts, was nicht schon andere Verfasser gesagt hätten. Die Cystoflagellaten hier zu behandeln, schien mir unnötig, ich verweise auf Pratje, Kofoid und van Goor, welche die Frage der Zusammengehörigkeit mit den Dinoflagellaten erörtert haben und auch Literatur angeben.

Verwandtschaften.

Die vorstehend behandelten Flagellaten lassen zwei Gruppen erkennen, welche mit ganz primitiven Formen beginnen. Das sind die Chrysophyceae und Heterocontae. An den Anfang der ersten Reihe setzten wir Chromulina, Ochromonas u. a., an den Anfang der zweiten aber Chloramoeba und deren nächste Verwandte. Inwieweit diese beiden Urtypen untereinander verwandt sind, läßt sich kaum sagen. Übergänge sind bislang nicht vorhanden, noch einfachere Formen fehlen. So müssen wir sie als Stammformen zweier Reihen auffassen, die parallel nebeneinander hergehen. Die Parallelbildungen sind nun freilich recht auffallend. Es entsprechen einander:

1. Die typischen Chrysomonadales und die Heterochloridales, d. h. jeweils bewegliche und gelegentlich amöboide Gestalten.
2. Die Chrysocapsales und Chlorosaccus, meist ruhende in Gallert eingeschlossene Zellen.
3. Die Chrysosphaerales und die Heterococcales. Annähernd kugelige unbewegliche Zellen, welche keine Gallerte führen. Bei den gelben Formen wenig entwickelt, gestalten sie sich bei den Heteroconten zu einer ziemlich umfangreichen Gruppe mit Botrydiopsis und Halosphaera als Endglied.
4. Die Chrysotrichales und die Heterotrichales (Confervales), fädige, meist an der Basis festsitzende Formen. Wiederum bei den Heteroconten weit stärker entwickelt als bei den Chrysophyceae.
5. Die Heterosiphonales (Botrydiaceen) haben bislang kein Seitenstück unter den goldgelben Formen. Dasselbe gilt von manchen anderen Typen auf der einen wie auf der anderen Seite, die wir hier nicht noch einmal erwähnen. Sie kehren zum Teil erst bei den Volvokalen wieder.

Die hier gegebene Aufstellung gründet sich zum Teil auf Paschers Erörterungen (s. auch Cavers), aber es muß doch betont werden, daß das

Wesentliche von dem bereits in der ersten Auflage dieses Buches gesagt wurde, das waren nicht bloß eigene Meinungen, sondern es fußte auf dem, was nicht wenige Gelehrte angedeutet oder ausgesprochen hatten. Schon damals hob man hervor, daß aus den Flagellaten mehrere Reihen emporsteigen, welche mit echten Algen endigen, schon damals wurde gesagt, daß nicht immer zu bestimmen sei, wo die Flagellaten aufhören und die Algen anfangen. Heute wie damals war es uns gleichgültig, wo jeder einzelne nach seinem Gefallen den Strich ziehen will. Deutlich scheint mir nur zu sein, daß die letztgenannten fädigen Formen, ebenso wie die Botrydiaceen und die protococcoiden Kugelzellen Algen sind. Wir werden ähnliches noch unter den Chlorophyceen wieder finden. Klar wird dann auch, daß unter den Heteroconten sich mehr „wirkliche“ Algen finden als unter den Goldgelben. Bei diesen dagegen ist die „Neigung zum Tierreich“ größer. Einerseits finden wir besonders zahlreiche Arten, welche die Farbkörper eingebüßt und eine andere Lebensweise begonnen haben, andererseits tritt eine Neigung hervor, auf Geißeln zu verzichten und an deren Stelle nahrungaufnehmende Pseudopodien zu bilden.

Alle anderen hier behandelten Flagellaten sind keine ursprünglichen, sondern abgeleitete Formen. Sie alle scheinen mir gemeinsam zu haben ein stärker entwickeltes Vakuolensystem am Vorderende des Körpers. Das ist ein Merkmal, welches bei Hymenomonas, Mallomonas u. a. bereits angedeutet ist. Damit soll nicht gesagt sein, daß gerade diese die Vorfahren etwa der Cryptomonaden, Euglenen oder Dinoflagellaten wären, aber man kann sich doch vielleicht vorstellen, daß einfache Flagellaten sich unter Ausgestaltung der Vakuolen, unter Umbildung der Körperform zu den höheren Familien entwickelten. Die möglichen Zusammenhänge wurden bereits in früheren Kapiteln erörtert. Hier sei erwähnt, daß konvergente Bildungen mehrfach zu verzeichnen sind, welche an die pflanzlichen Typen der einfacheren Gruppen anklingen. Ich erinnere nur an die palmelloiden Typen unter den Cryptomonadales — die Phaeocapsaceen, und vor allem an die Phytomonadinen, ist doch Pyrocystis ein vollendetes Seitenstück zur Halosphaera, kopiert doch Phytodinium Heterocontae wie Botrydiopsis u. a.

Pascher hat die Chrysophyceae und Heterocontae als Chrysophyta zusammengefaßt, er nennt dann Pyrrophyta die Desmocontae (mit Prorocentraceae, Dinophysidaceae), die Cryptomonadales und die Dinophyceae (im wesentlichen die Dinoflagellata [vgl. S. 52]). Er wählte auch hier neue Bezeichnungen, welche die Ähnlichkeiten im Wachstum der Formen hervorheben, die auch wir oben betonten. Es ist durchaus möglich, daß diese Einteilung sich als zweckmäßig, d. h. als der Phylogenie der Gruppen entsprechend erweisen wird. Die Desmocontae neben die Dinophyceae zu setzen, scheint mir noch nicht durch die Tatsachen bedingt. Ob aber die Cryptomonaden in dieselbe Gruppe mit ihnen zu bringen seien, das wage ich einstweilen nicht zu entscheiden. Auch gestatten die kurzen Beschreibungen für neue, vielleicht interessante Formen um so weniger ein abschließendes Urteil, als Abbildungen bislang fehlen.

Literatur.

Alexejeff, Haplomitose chez les Eugléniens et dans d'autres groupes de Protozoaires. C. r. soc. biol., Paris 1911. **71**, 614.
—, A., Notes sur les Flagellées. Arch. zool. exp. et génér. 1911. **46**.
—, A., Sur la position des Monadiés dans la systématique des Flagellés. Quelques observations sur le Monas vulgaris. Bull. soc. zool. de France 1911. **36**, 96.
Apstein, C., Pyrocystis lunula und ihre Fortpflanzung. Wiss. Meeresunters. 1906. N. F. **9**, Abt. Kiel.
Berliner, E., Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenkunde 1909. **15**, 297.
Berthold, G., Verzweigung einiger Süßwasseralgen. Nova Acta 1878. **40**, 167.
—, Studien über Protoplasmamechanik. Conferva. S. 275.
Blackman, F. F., The primitive algae und the flagellata. Ann. of Bot. 1900. **14**, 647—89.
—, The primitive algae und flagellata. Ann. of Bot. 1901. **15**. S. 192.
—, V. H. and Tansley, A. G., Revision of classification of Green-Algae. New Phytologist 1902.
Bohlin, K., Studier öfver några slägten af Alggruppen Confervales Borzì. Meddelanden fran Stockholms Högskola. Bihang till k. svenska Vet. Akad. Handlingar 1897. **23**. Afd. III. Nr. 3.
— Zur Morphologie und Biologie einzelliger Algen. Ofversigt af kgl. svenska Vet. Akad. Förhandlinger 1897. Nr. 9.
—, Utkast till de gröna Algernas och Arkegoniaternas Fylogeni. Akademisk Afhandling. Upsala 1901.
Borgert, A., Über die Dictyochiden usw. Zeitschr. f. wiss. Zool. **51**, 629. Auch Diss. Bonn. 1891.
—, Kern- und Zellteilungen bei marinen Ceratium-Arten. Zool. Anz. 1910. **35**, 641. Arch. f. Protistenkunde 1910. **20**, 1.
Borzì, Sullo sviluppo del Mischococcus confervicola. Malpighia, 1888. **2**, 133.
—, Studi algologici II. Palermo 1895.
—, Intorno allo sviluppo sessuale di alcune Feofícee inferiori. Atti del congresso bot. Internat. Genova 1892. S. 463.
Brandt, K., Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoën) des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora. 1885. **13**.
Brunnthaler, J., Die koloniebildenden Dinobryonarten. Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien 1902. **51**, 293—306.
Bütschli, Beitrag zur Kenntnis der Flagellaten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1878. **30**.
—, Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1878. **30**, 205.
—, Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sog. Cilioflagellaten u. d. Noctiluca. Mit einem Beitrage v. Askenasy. Morpholog. Jahrb. 1885. **10**, 529.
—, Protozoa. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. 1889. **1**.
—, Beiträge zur Kenntnis d. Paramylons. Arch. f. Protistenkunde 1906. **7**, 197.
Cavers, F., Recent Work on Flagellata and primitive Algae. New Phytologist 1913. **12**, 78ff.
Chatton, E., Transformations évolutions et cycliques de la structure péridinienne chez certaines Dinoflagellées parasites. C. r. 1914. **158**, 192.
Chodat, R., Sur un Glaucocystis et sa position systématique. Bull. de la soc. bot. de Genève 1919. 2. sér. **11**.
Cienkovski, Über Palmellaceen und einige Flagellaten. Schulzes Arch. f. mikr. Anat. 1870. **6**, 421.
—, Über Schwärmerbildung bei Radiolarien. Arch. f. mikr. Anat. 1871. **7**, 372.
Cohn, F., Über sein 1871 aufgestelltes Thallophytensystem, Jahresber. d. schles. Ges. f. vaterl. Kultur 1879, S. 271.
Conrad, W., Note sur un état filamenteux du Synura uvella Ehrbg. Bull. soc. roy. de Belgique 1912. **40**, 126.
—, 1. Stades amiboides et palmellaires chez Mallomonas mirabilis n. sp. etc. 2. Mallomonas calva Mass. Arch. f. Protistenkunde 1914. **34**, 79.
Correns, C., Über eine neue braune Süßwasseralge, Naegeliella flagellifera nov. gen. et spec. Ber. d. d. bot. Ges. 1892. **10**, 629.
Dangeard, P. A., Rech. sur les Cryptomonadinae et les Euglenae. Le Botaniste 1889. **1**, 1.
—, La nutrition animale des Péridinées. Le Botaniste 1892. **3**, 1.
—, Rech. sur les Eugléniens. Le Botaniste 1901. **8**, 97.
—, Le pyrénoïde chez les Cryptomonadinées. Bull. soc. bot. France 1911. **58**, 449—352.

Davis, B. M., Notes on the life history of a blue-green motile cell. Bot Gaz. 1894. **19**, 96.
Dobell, C. Clifford, The structure and Life history of Copromonas n. g. n. sp. Quart. Journ. of micr. sc. 1908. **52**.
Doflein, F., Rhizochrysis. Zool. Anz. 1916. **47**, 153.
—, Lehrbuch der Protozoenkunde, 4. Aufl., 1917.
—, Rhizochrysis, eine Übergangsform unter den niederen Protozoen. Zool. Jahrb. 1917. **48**, 383.
—, Beitr. z. Kenntnis v. Bau u. Teilung d. Protozoenkerne. Zool. Anz. 1918. **49**, 289.
Dogiel, V., Beitr. z. Kenntnis der Peridineen. Mitt der zool. Station zu Neapel 1906. **18**, 1.
Entz, G. jun, Über die Organisationsverhältnisse einiger Peridineen. Mathem.-naturw. Berichte aus Ungarn 1909. **25**, 246—274.
—, Über ein Süßwasser-Gymnodinium. Kûlôneen. Állatani Közl. 1910. **9**, 157—164.
Fisch, C., Untersuchungen über einige Flagellaten und verwandte Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1885. **42**, 47.
Folgner, O, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte einiger Säßwasser-Peridineen. Österr. bot. Zeitschr. **49**, 81.
Gaidukov, N., Über das Chrysochrom. Ber. d. d. bot. Ges. 1900. **18**, 331.
Gardner, N. L., Leuvenia, a new genus of Flagellates. Univ. of California publ. Bot. 1910. **4**, 97—106.
Gay, F., Recherches sur le développement et la classification de quelques algues vertes. Thèse. Paris 1891.
Gerneck, R., Zur Kenntnis niederer Chlorophyceen. Beih. z. bot. Zentralbl. 1907. **21**, 2.
Gicklhorn, J., Über eine neue Euglenacee (Amphitropis aequiciliata, nov. gen. et spec.). Österr. bot. Zeitschr. 1920. **69**, 193—199.
Gobi, Perionella Hyalothecae. Sripta bot. hort. Petropol. 1887. **1**, 244.
Goor, A. G. J. von, Noctiluca miliaris. Eine cytologische Studie. Diss. Amsterdam 1917.
Griffith, B. M., On Glaucocystis Noctochinearum. Ann. of Bot. 1915. **29**, 413.
Haase, Gertraud, Studium über Euglena sanguinea. Arch. f. Protistenkunde 1910. **20**, 47.
Hamburger, Clara, Studien über Euglena Ehrenbergii, insbesondere über die Körperhülle. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Heidelberg, 1911, 4. Abh.
Hansgirg, A., Prodromus der Algenflora von Böhmen. Prag 1886
Heering, W., Die Süßwasseralgen Schleswig-Holsteins. Jahrb. d. Hamburger wiss. Anstalten 1905. **23**.
Huber, G. u. Nipkow, Fr., Experimentelle Untersuchungen über Entwicklung und Formbildung von Ceratium Hirundinella. Ort des Erscheinens steht noch nicht fest.
Hofeneder, H., Über eine neue, kolonienbildende Chrysomonadine. Arch. f. Protistenkunde 1913. **29**, 293—307.
Hieronymus, G., Beitr. z. Morphologie u. Biologie der Algen. I. Glaucocystis Noctochinearum Itz. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1892. **5**, 461.
Janet, Ch., Sur le Botrydium granulatum. C. R. Ac. Sc. Paris 1918. **166**, 960—963.
—, Sur le Botrydium granulatum. Limoges 1918.
Jollos, V., Dinoflagellatenstudien. Arch. f. Protistenkunde 1910. **19**, 178—206.
Jörgensen, E., Die Ceratien. Eine kurze Monographie der Gattung Ceratium Schrank. Leipzig 1911.
Iwanoff, L., Zur Entwicklungsgeschichte von Botrydium granulatum Rost. et Wor. Arb. d. k. k. St. Petersburger Ges. d. Naturf. 1898. **29**.
—, L., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chrysomonadinen. Bull. Acad. Imp. des sc. de St. Pétersbourg 1899. **11**, 247.
Karsten, G., Rhodomonas baltica n. g. et sp. Wiss. Meeresunters, usw. Abt. Kiel, N. F. 1898. **3**.
Klebs, G., Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen 1883. **1**, 233.
—, Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis d. Peridineen. Bot. Zeitg. 1884. **42**, 721.
—, Über die Organisation und die systematische Stellung der Peridineen. Biol. Zentralbl. 1885. **4**, 705.
—, Flagellatenstudien I, II. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1892. **56**, 265.
—, Fortpflanzung der Algen und Pilze. Jena 1896.
—, Über Flagellaten- und Algen-ähnliche Peridineen· Verh. naturhist.-med. Ver. Heidelberg 1912. (2) **11**, 369—451.
Kofoid, Ch. A., Dinoflagellata of the San Diego Region I. On Heterodinium a new Genus of the Peridinidae. Univers. of California publ. Zool. 1905. **2**, 341.
—, Exuviation Autotomy and Regeneration in Ceratium. Univ. Californ. Publ. Zool. 1906. **4**, 345.
—, Mutations in Ceratium. Bull. mus. compar. Zool. Harvard Coll. 1909. **52**, 213.

Kofoid, Ch. A., On Peridinium Steinii Jörg. with a note of the nomenklature of the skeleton of the Peridinidae. The morphology of the skeleton of Podolampas. Arch. f. Protistenkunde 1909. 16, 25.
—, A new morphological interpretation of Noctiluca and its bearing on the status of Cystoflagellata. Univers. of California publ. Zool. 1920. 19, 317.
Krause, Fritz, Über das Auftreten von extramembranösem Plasma und Gallerthüllen bei Ceratium hirundinella. Internat. Revue d. ges. Hydrobiologie 1910. 3, 181.
Kunstler, J. et Gineste, Ch., Formations fibrillaires chez le Chilemonas paramaecium Ehrbg. Compt. rend. soc. biol. 1910. 69, 200—203.
Lagerheim, G. v., Über Phaeothamnion. eine neue Gattung unter den Süßwasseralgen. K. Svensk. Vet. Akad. Bih. 1884. 9.
—, Über Phaeocystis Poucheti (Har.) Lagerh., eine Planktonflagellate. Öfvers. af Kgl. Vetenskaps Akad. Förhandlinger. Stockholm 1896. Nr. 4.
—, Zur Entwicklungsgeschichte von Hydrurus. Ber. d. d. bot. Ges. 1888. 6, 73.
—, Studien über die Gattungen Conferva und Microspora. Flora 1889, S. 179.
—, Note sur l'Uronema nouveau genre etc. Malpighia 1887. 1.
Lauterborn, R., Protozoenstudien. II. Paulinella chromatophora n. g. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1895. 59, 537.
—, Diagnosen neuer Protozoen aus dem Gebiete des Oberrheins. Zool. Anz. 1896. 19, 14.
—, Zwei neue Protozoen aus dem Gebiete des Oberrheins. Zool. Anz. 1898. 21, 145.
—, Protozoenstudien. IV. Flagellaten aus dem Gebiete des Oberrheins. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1899. 65, 369.
—, Kern- und Zellteilung bei Ceratium hirundinella (O. F. M.). 1898. Diss. Heidelberg.
—, Eine neue Chrysomonadinen-Gattung (Palatinella cyrtophora nov. gen. nov. spec.). Zool. Anz. 1906. 30, 423—28.
—, Pseudopodien bei Chrysopyxis. Zool. Anz. 1911. 38.
Lemmermann, E., Das Genus Ophiocytium Naegeli. Hedwigia. 38, 1.
—, Beiträge zur Kenntnis der Planktonalgen. Ber. d. d. bot. Ges. 1900. 18, 500—524.
Lohmann, H., Die Coccolithophoridae, eine Monographie der Coccolithen bildenden Flagellaten. Arch. f. Protistenkunde 1902. 1, 89.
—, Neue Untersuchungen über den Reichtum des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresuntersuchung, Abt. Kiel 1902. N. F. 7.
Luther, A., Über Chlorosaccus, eine neue Gattung der Süßwasseralgen. Bih. till kgl. svenska Vet. Akad. Hangl. 1899. 24. III. Nr. 13.
Mangin, L., A propos de la division chez certains Péridiniens. Volume publ. en souvenir de Louis Rivier. 1911.
—, Sur l'existence dextres et senestres chez certains Péridiniens. C. r. 1911. 153, 27.
—, Sur la Peridiniopsis asymetrica et la Peridinium Paulseni. C. r. 1911. 153, 644.
—, Modifications de la cuirasse chez quelques Péridiniens. Internat. Revue d. ges. Hydrobiologie 1911. 4, 44.
Meyer, H., Untersuchungen über einige Flagellaten. Revue suisse de zoologie 1897. 5, 43.
Molisch, Hans, Über den Goldglanz von Chromophyton Rosanoffii Wor. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien 1901. Math.-nw. Kl. 110. I.
Nägeli, C., Gattungen einzelliger Algen. Zürich 1849.
Ohno, N., Beobachtungen an einer Süßwasser-Peridinee. Journ. coll. sc. univ. Tokyo 1911. 32, 77—92.
Ostenfeld, C. H., Halosphaera and Flagellata. Conseil perm. internat. p. l'explor. de la mer. Bull. trimestr. Résumé planktonique. I. Copenhague 1910. S. 20—38.
—, Om Algeslaegten Halosphaeras systematiske Stilling. Bot. Tidsskr. 1915. 34, 70—76.
Pascher, A., Einige neue Chrysomonaden. Ber. d. d. bot. Ges. 1909. 27, 247.
—, Pyramidochrysis, eine neue Gattung der Chrysomonaden. Ber. d. d. bot. Ges. 1909. 27, 555—562.
—, Der Großteich bei Hirschberg in Nord-Böhmen. I. Teil: Chrysomonaden. Monogr. u. Abhandl. z. intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. 1910. 1. 66 S.
—, Cyrtophora, eine neue tentakeltragende Chrysomonade usw. Ber. d. d. bot. Ges. 1911. 29, 112.
—, Zwei braune Flagellaten. Ber. d. d. bot. Ges. 1911. 29, 191.
—, Über die Beziehungen der Cryptomonaden zu den Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1911. 29, 193.
—, Über Rhizopoden- und Palmellenstadien bei Flagellaten (Chrysomonaden), nebst einer Übersicht über die braunen Flagellaten. Arch. f. Protistenkunde. 1912. 25, 153—200.
—, Eine farblose rhizopodiale Chrysomonade. Ber. d. d. bot. Ges. 1912. 30, 152.
—, Braune Flagellaten mit seitlichen Geißeln. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1912. 100, 177—189.
—, Die Heterokonten-Gattung Pseudotetraedron. Hedwigia 1912. 53, 1.

Pascher, A., Zur Gliederung der Heterokonten. Hedwigia 1912. **53**, 6.
—, Über Halosphaera. Ber. d. d. bot. Ges. 1915. **33**, 488.
—, Über Flagellaten und Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1914. **32**, 136 u. 430.
—, Zur Auffassung der farblosen Flagellatenreihe. Ber. d. d. bot. Ges. 1916. **34**, 440—448.
—, Fusionsplasmodien bei Flagellaten und ihre Bedeutung für die Ableitung der Rhizopoden von den Flagellaten. Ber. d. d. bot. Ges. 1916. **34**, 31—64.
—, Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten I u. II. Arch. f. Protistenkunde 1915. **36**, 81.
—, Rhizopodialnetze als Fangvorrichtung bei einer plasmodialen Chrysomonade. Arch. f. Protistenkunde 1916. **37**, 15.
—, Von der grünen Planktonalge des Meeres Meringosphaera. Ber. d. d. bot. Ges. 1917. **35**, 170.
—, Über die Übereinstimmungen zwischen den Diatomeen, Heteroconten und Chrysomonaden. Ber. d. d. bot. Ges. 1921. **39**, 235.
Petersen, J. B., Om Synura Uvella Stein og nogle andre Chysomonadiner. Vidensk. Medd. Dansk naturhist. Foren. 1918. **69**, 345—357.
Poche, F., Das System der Protozoa. Arch. f. Protistenkunde 1913. **30**, 125—321.
Pouchet, Contributions à l'histoire des Cilioflagellées. Journ. de l'anat. et de la phys. p. Robin et Pouchet 1883. **19**, 399.
—, Nouv. contrib. à l hist. des Peridiniens marins. Journ. de l'anat. et de la phys. p. Robin et Pouchet 1885. 21, 28. **21**, 525.
Pratje, A., Noctiluca miliaris, Beitr. z. Morphologie, Physiologie, Cytologie I. Archiv f. Protistenkunde 1921. **42**, 1.
—, Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cystoflagellaten zu den Dinoflagellaten. Archiv f. Protistenkunde 1921. **42**, 195.
Prowazek, Flagellatenstudien. Archiv f. Protistenkunde 1903. **2**, 195.
Rehfous, L., Note sur trois Mallomonas nouveaux. Bull. soc. bot. Genève, Sér. 2, 1915. **7**, 14—16.
Reinisch, Olga, Eine neue Phaeocapsacee. Ber. d. d. bot. Ges. 1911. **29**, 77.
Rosen, F., Studien über das natürliche System der Pflanzen. Cohns Beitr. z. Biol. d Pfl. 1901. **8**.
Rosenvinge, L., Kolderup, Bidrag til Kundskaben om Slaegterne Ulothrix og Conferva etc. Botanisk Tidsskrift 1879. 3 raekke. **3**. bind.
Rostafinski, J., Hydrurus et ses affinités. Ann. des sc. nat. bot. 1882. 6. sér. **14**, 1.
— und Woronin, Über Botrydium granulatum. Bot. Ztg. 1877.
Schaarschmidt, J., Von der vegetativen Formveränderung mancher Chlorosporeen. Magyar. Növéngtani Lapok. Klausenburg 1883. **7**, 103.
Schaudinn, J., Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium Sieboldi. Anh. Abh. d. kgl. pr. Akad. d. Wiss., Berlin 1899.
Scherffel, A., Phaeocystis globosa n. sp. nebst einigen Betrachtungen über die Phylogenie niederer, insbesondere brauner Organismen. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. N. F. **4**.
—, Kleiner Beitrag zur Phylogenie einiger Gruppen niederer Organismen. Bot. Ztg. 1901. **59**, 143.
—, Zur Kenntnis der Chrysomonadineae. Ber. d. d. bot. Ges. 1904. **22**, 439.
—, Beitrag zur Kenntnis der Chrysomonadineen. Archiv f. Protistenkunde 1911. **22**, 299—344.
—, Zwei neue, trichocystenartige Bildungen führende Flagellaten. Archiv f. Protistenkunde 1912. **27**, 94.
Schewiakoff, W., Über die geogr. Verbreitung der Süßwasserprotozoen. Mem. de l'acad. des sc. de St. Pétersbourg 1893. 7. sér. **41**. No. 8.
Schiller, J., Über neue Arten von Membranverkieselung bei Meringosphaera. Archiv f. Protistenkunde 1917. **37**, 198.
Schilling, J. A., Die Süßwasser-Peridineen. Flora 1891. Auch Diss. Basel.
—, Untersuchungen über die tierische Lebensweise einiger Peridineen. Ber. d. d. bot. Ges. 1891. **9**, 199.
—, Kleiner Beitrag zur Technik der Flagellatenforschung. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie 1891. **8**, 314.
—, Dinoflagellatae (Peridineae). Heft 3 von A. Pascher, Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Fischer, Jena. 1913. 16°, 66 S.
Schüler, J., Über die Ernährungsbedingungen einiger Flagellaten des Meerwassers. Diss. Kiel 1910. Auch Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel, 1910. **11**.
Schüssler, H., Cytologische und entwicklungsgeschichtliche Protozoenstudien. Aus dem Nachlaß herausgegeben von M. Hartmann. I. Über die Teilung von Scytomonas pusilla Stein. Archiv f. Protistenkunde 1917. **38**, 117—125.

Schütt, F., Sporenbildung mariner Peridineen. Ber. d. d. bot. Ges. 1887. 5, 634.
—, Die Peridineen der Planktonexpedition. I. Teil: Ergebnisse der Planktonexpedition. 4.
—, Peridineen. In Engler-Prantl, Nat. Pfl.-Familien. 1, 1b.
—, Zentrifugales Dickenwachstum der Membran und extramembranöses Plasma. Pringsh Jahrb. 1899. 33.
—, Sulla formatione scheletrica intracellulare di un Dinoflagellato. Neptunia 1891. 1.
—, Die Erklärung des zentrifugalen Dickenwachstums der Membran. Bot. Ztg. II. Abt. 1900.
Senn, G., Flagellaten, in Engler-Prantl, Nat. Pfl.-Familien. 1, 1a, 93.
—, Oxyrrhis, Nephroselmis und einige Euflagellaten nebst Bemerkungen über deren System. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1911. 97, 605.
Serbinow, J. L, Über den Bau und Polymorphie der Süßwasseralge Peroniella gloeophila Gobi. Scripta botanica hort. Univ. Petropolitanae 1906, 23.
Snow, J. W., Two epiphytic Algae. The bot. gaz. 1911. 51, 360—369.
—, Two epiphytic algae. A correction. Bot. Gaz. 1912. 53, 347.
Stein, Dr. F. v., Der Organismus der Infusionstiere usw. III. Flagellaten. Leipzig 1878.
Ternetz, Ch., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Euglena gracilis Klebs. Jahrb. f. wiss. Bot. 1912. 51, 435—514.
Tieghem, van, Sycamina nigrescens, eine Volvocinee ohne Chlorophyll. Bull. soc. bot. de France 1880. 27, 200.
Tschenzoff, Boris, Die Kernteilung bei Euglena viridis. Diss. Freiburg 1915. Arch. f. Protistenkunde 1915, 36.
Ulehla, Vl, Die Stellung der Gattung Cyathomonas im System der Flagellaten. Ber. d. d. bot. Ges. 1911. 29, 284.
Virieux, J., Sur la reproduction d'un Péridinien limnétique, Peridinium Westii Lemm. Compt. rend. soc. biol. 1914. 76, 534—536.
Wager, Harold, Notes on Botrydium granulatum Gren. Leeds Nat. Club. 1899. 6.
Wenyon, C. M., Some observations on a Flagellate of the genus Cercomonas. Quart. Journ. of microsc. soc. 1910. 55, 241.
Werner, E., Der Bau des Panzers von Ceratium hirundinella. Ber. d. d. bot. Ges. 1910. 28, 193—107.
Wille, N., Über Chromulina-Arten als Palmellastadien bei Flagellaten. Bot. Centralbl. 1885. 23, 158.
—, Chromophyton Rosanoffii. Om Chromopyxis bipes Stein og Dinobryum sertularia Ehrenbg. Pringsheims Jahrb. 18.
—, N., Algolog. Mitteilungen. III. Über die Zellteilung bei Conferva. VI. Über die Ruhezellen bei Conferva. Pringsh. Jahrb. 1887. 18, 437 u. 459.
Winter, F. W., Zur Kenntnis der Thalamophoren. I. Untersuchung über Peneroplis pertusus. Arch. f. Protistenkunde 1907. 10, 1.
Woloszynska, J., Neue Peridineen-Arten nebst Bemerkungen über den Bau bei Gymno- und Glenodinium. Bull. de l'acad. des sc. de Cracovie, Cl. math.-nat. Ser. B. 1917.
Woronin, Chromophyton Rosanoffii. Bot. Zeitg. 1880.
Zederbauer, E., Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von Ceratium hirundinella. Ber. d. d. bot. Ges. 1904. 22, 1.
Zumstein, Hans, Zur Morphologie und Physiologie der Euglena gracilis Klebs. Jahrb. f. wiss. Bot. 34, 149—98.

VI. Conjugatae.

Ein wenig von früheren Einteilungen (bei DE BARY, WILLE und vielen anderen) abweichend, unterscheiden wir unter den Conjugaten drei Gruppen, fügen aber schon hier hinzu, daß eine absolut scharfe Trennung kaum möglich ist. Das gibt sich ja auch in der vielfach wechselnden Anordnung zu erkennen, welche die verschiedenen Autoren gewählt haben.

1. **Mesotaeniaceae.** Einzelzellen mit einfacher Membran, Chromatophoren stern-, platten- oder bandförmig. Kopulation wechselnd; entweder vereinigen sich zwei Zellen ohne wesentliche Kontraktion des Inhaltes oder jede Zelle bildet zwei Gameten, welche mit denen einer anderen Zelle kopulieren. Vier Keimlinge aus einer Zygote. Mesotaenium, Spirotaenia, Cylindrocystis.

2. **Zygnemaceae.** Einreihige, unverzweigte Fäden, welche wenigstens bei der Keimung ein primitives Rhizoid bilden. Zellwand einfach. Chromatophoren wie bei den Mesotaeniaceen. Aus den kopulierenden Zellen entsteht je ein Gamet, welcher sich unter starker Kontraktion, häufig auch unter Abscheidung von Plasmamasse usw. mit dem der Nachbarzelle vereinigt. Kopulationskanal meistens mit fester Wandung. Aus jeder Zygote geht ein Keimling hervor: Debarya, Spirogyra, Sirogonium, Mougeotia, Mesocarpus (Genicularia, Gonatozygon).

3. **Desmidiaceae.** Einzelzellen oder lose zusammenhängende Fäden, ohne Rhizoide. Zellen meistens in der Mitte mehr oder weniger eingeschnürt. Zellwand aus zwei getrennten Schalenhälften, zuweilen unter Gürtelbandbildung, zusammengesetzt. Chromatophoren vielfach aus verschiedenartig kombinierten Platten bestehend. Kopulationskanäle meistens rasch verschleimend. Kopulation erfolgt unter starker Kontraktion der Gameten. Eine oder zwei Gameten aus jeder kopulierenden Zelle. Zwei Keimlinge aus der Zygote.

Die Conjugaten sind mit wenigen Ausnahmen Kosmopoliten des Süßwassers; nur gelegentlich dringen sie ins Brackwasser vor, immerhin konnte ich Spirogyren noch in Salzwasser von $^1/_2$—$^3/_4$ % nachweisen. Strömendes, überhaupt bewegtes Wasser wird im allgemeinen gemieden (Ausnahme u. a. Spirogyra fluviatilis), und so sind kleinere Gewässer, Gräben, Tümpel, Moor- und Hanflöcher, Altwässer usw. die Fundorte für Conjugaten, ohne daß damit ruhige Buchten von Landseen usw. ausgeschlossen wären. Die Desmidiaceeen bevorzugen flache Torfgewässer, sie finden sich dort in und auf dem Bodenschlamme, oder aber sie hängen zwischen Wassermoosen, Algen und ähnlichen Pflanzen nahe an der Oberfläche.

Die Fadenformen besitzen zwar bei der Keimung ein Rhizoid, aber sie machen kaum Gebrauch von demselben und schwimmen meist zu „Watten“ und „Wolken“ vereinigt im Wasser. Je nach den Witterungsverhältnissen sinken sie dann auf den Boden oder werden an die Oberfläche emporgehoben. Besonders bei intensiver Besonnung produzieren sie so reichlich Sauerstoff,

daß dieser, zu Blasen vereinigt, die Massen emporhebt. So findet man denn in den ersten Frühlingstagen nicht selten Gräben und Tümpel von einer dichten Spirogyrendecke überzogen, welche durch jene Blasen schwimmend erhalten wird.

Eine Anzahl von Conjugaten, speziell Mesotaeniaceen, leben auf dem Lande: auf nassem Moorboden, auf überrieselten oder betropften Felsen der Gebirge usw. Das sind fast immer einzellige Formen, welche durch reichliche Gallertmassen zu hellgrünen bis fast schwarzen Polstern vereinigt werden.

Die grundlegende Bearbeitung der Conjugaten ist diejenige de Bary's. Nägeli's u. a. Befunde gingen ihr vorauf, zahlreiche andere Beobachtungen folgten. Sie sollen im Text erwähnt werden.

1. Mesotaeniaceae.

Diese Familie, welche bereits oben kurz gekennzeichnet wurde, scheint mir die einfachste zu sein und am leichtesten das Verständnis der ganzen Conjugatengruppe zu erschließen. Ich rechne hierher Spirotaenia, Mesotaenium und Cylindrocystis als Typen. Vielleicht schließen sich andere Formen an, besonders wohl Netrium, d. h. ein Teil der einst zu Penium gezählten Arten (Lütkemüller).

Die genannten Algen besitzen isolierte, kurz zylindrische Zellen mit stark vorgewölbten resp. abgerundeten Enden — großen Bakterienkurzstäbchen vergleichbar (Fig. 59).

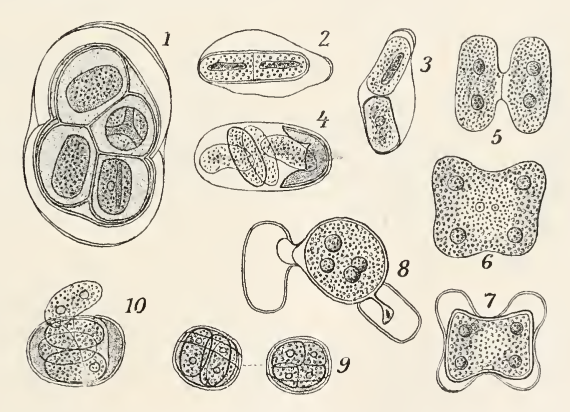


Fig. 59 n. de Bary. *1 Mesotaenium Braunii* de Bary. *2—4, 9* u. *10 Mesot. chlamydosporum* de Bary. *5—8 Cylindrocystis Brebissonii* Ralfs.

Schon nach de Barys Zeichnungen war einigermaßen wahrscheinlich, daß die Zellwand der obengenannten Gattungen ringsum völlig gleichmäßig sei, d. h. aus einem, nicht aus mehreren Stücken bestehe. Hauptfleisch wies das dann direkt für Spirotaenia nach und Lütkemüller bestätigte seine Angaben noch an einigen anderen Formen. Er nannte diese Gruppe deshalb „Saccodermeae".

Die äußersten Schichten der Membran verquellen zu Gallertmassen, welche bald homogen sind, bald Lagen verschiedener Dichtigkeit aufweisen.

Nicht selten tritt die periphere Gallertschicht (Fig. 59, *1—4*) besonders scharf hervor.

Da nach erfolgter Zellteilung die alten Membranen erhalten werden, bleiben die Tochterzellen in Verbindung (Fig. 59, *1*) und die verschiedenen

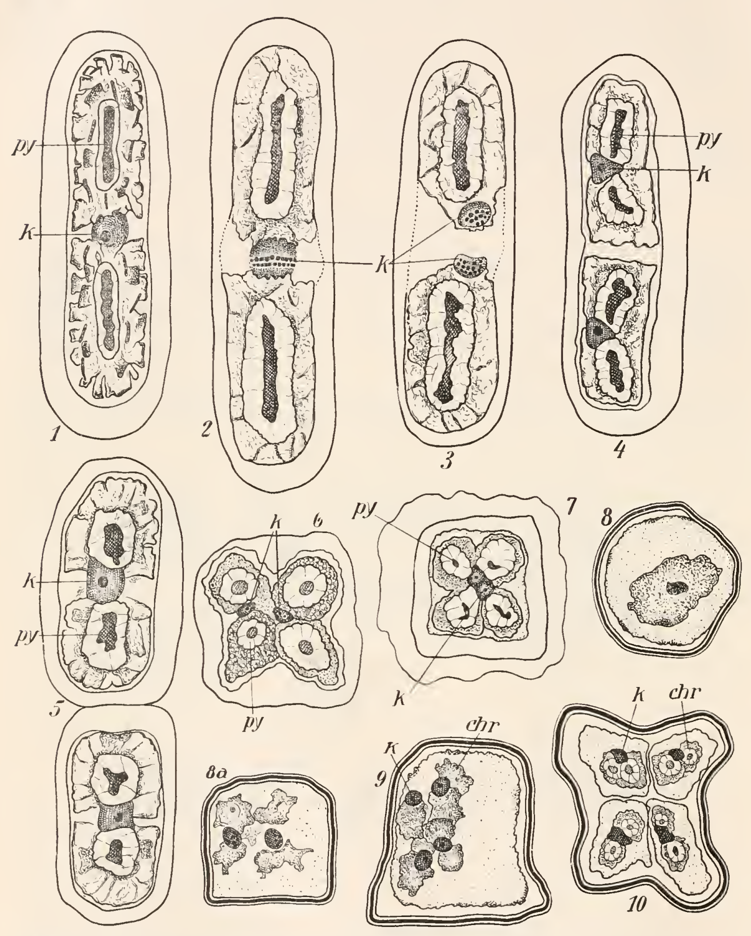


Fig. 60. *Cylindrocystis Brébissonii* n. Hans Kauffmann. *1—5* Die Zelle und deren Teilungen. *6—8* Bildung der Zygote. *8a—10* Keimung. *k* Kern, *py* Pyrenoid, *chr* Chromatophor.

Zellgenerationen erscheinen in die Gallertwände der älteren eingeschachtelt, wie das ja bei Cyanophyceen, Protococcoideen u. a. hinreichend bekannt ist.

Die Zellen besitzen einen Kern und ein oft ziemlich kompliziert gebautes Chromatophor. Bei Cylindrocystis (Fig. 60, *1*) liegt nach Kauff-

MANN und CARTER der Kern in der Mitte und beiderseits desselben findet sich je ein Chromatophor. Dessen axiles, zylindrisches bzw. lang kegelförmiges Mittelstück umschließt das große, gestreckte Pyrenoid (*py*) und entsendet gegen die Peripherie in strahliger Anordnung große Platten, welche lappig geteilt sind (Fig. 60, *1*). Diese Chlorophyllkörper erinnern an diejenigen von Desmidiaceen, bei anderen Gattungen (Mesotaenium, Spirotaenia) gleichen sie weitgehend denen von Mesocarpus und von Spirogyra. Über sie berichten wir unten.

Bei manchen Arten, wie Mesotaenium violascens, und dem wohl auch hierher gehörigen Ancylonema Bergg. enthält der Zellsaft Farbstoffe mehr oder weniger reichlich gelöst.

Die Zellteilung beginnt mit der Mitose des Kernes (Fig. 60, *2*), dabei wird zunächst die Lage inmitten der Zelle beibehalten, später aber gleiten die Tochterkerne gegen die Zellenden hin und legen sich ungefähr in die Mitte eines jeden Chromatophors (Fig. 60, *3*, *4*). In diesen ist inzwischen das Pyrenoid in zwei Teile zerlegt worden und eine Einschnürung hat begonnen, die Grünkörper in der Mitte quer zu zerschneiden. Ist der Vorgang beendet, rücken die Kerne, die vorher seitlich lagen, in die Achse der Zelle. Schon vorher ist eine Querwand entstanden, welche die beiden Tochterzellen vollends trennt (Fig. 60, *5*). Der Vorgang entspricht genau dem bei den Zygnemazeen und soll dort eingehender behandelt werden. In den Kernen (*k*) fällt der große „Nucleolus" auf; er besteht zum erheblichen Teil aus Nucleinmasse und diese beteiligt sich zweifellos am Aufbau der bei der Teilung sichtbar werdenden Chromosomen. Doch handelt es sich wohl nicht um eine morphologische Umbildung, sondern der Nucleolus liefert das Material für die in der peripheren Zone des Kernes hervortretenden Chromosomen. Die Sache ist hier wie bei den Spirogyren, Closterien usw. viel behandelt worden (s. KAUFFMANN) und vielleicht noch immer nicht in allen Einzelheiten spruchreif. KAUFFMANN zählte in der Teilung der vegetativen Kerne 20 Chromosomen, das ist die haploide Zahl.

Einen anderen Modus ungeschlechtlicher Vermehrung hat man bei den Mesotaeniaceen nicht kennen gelernt.

Die geschlechtliche Vermehrung erfolgt bei Cylindrocystis crassa, C. Brebissonii u. a. dadurch, daß sich zwei Zellen, die von vegetativen nur durch ihren größeren Gehalt an Reservestoffen unterschieden sind, unterstützt durch Schleim und schleimige Absonderungen, nebeneinander legen (Fig. 59, *5*). Die Längsachsen der beiden zunächst nur äußerlich vereinigten unbeweglichen Zellen können parallel zueinander liegen (Fig. 59, *5*), oder auch — mit mancherlei Übergängen und Zwischenstufen — zueinander senkrecht stehen. Die parallele und die gekreuzte Stellung, wie sie kurz genannt sein mögen, fand DE BARY an ein und derselben Spezies.

Nunmehr wird aus der Mitte jeder Zelle ein Fortsatz getrieben, diese stoßen aufeinander (Fig. 59, *5*) und die trennenden Querwände werden aufgelöst. Der Zellinhalt beider Zellen vereinigt sich und gleichzeitig wird der ursprünglich ziemlich enge Kopulationskanal derartig erweitert, daß, von der Seite gesehen, eine fast vierkantige Zelle (Fig. 59, *6*), resultiert. Diese letztere stellt die Zygote dar, welche mit einer derben, mehrschichtigen Membran umgeben wird (Fig. 59, *7*). Dabei findet unter Schleimbildung und geringer Umrißänderung der Zygote eine Abhebung der ältesten Membranschichten statt (Fig. 59, *7*). DE BARY macht ausdrücklich darauf aufmerksam, daß dieser Prozeß nur in der Membran sich abspiele und mit den später zu erwähnenden Vorgängen bei Mesocarpeen nichts zu tun habe.

Mit dem soeben geschilderten Zygotenbildungsprozesse scheint es bei vielen Mesotaeniaceen sein Bewenden zu haben, und auch bei Cylindrocystis kann die Sache damit erledigt sein. Doch fand de Bary, daß z. B. bei Cylindrocystis Brebissonii nicht bloß dieser Modus eingehalten wird, sondern daß daneben auch (Fig. 59, *8*) die noch relativ junge Zygote aus den alten Membranen ausschlüpfen und erst dann, nach Abrundung, eine derbe Membran bilden kann.

Ganz anders verhalten sich zum mindesten einige Spirotaenia-Arten. Archer berichtet, daß Spirotaenia condensata Bréb. (Fig. 61) je zwei Zellen in parallele Lage zueinander bringt und sie dann wohl durch Schleim verbindet. Nunmehr erfährt jede Zelle eine Querteilung (Fig. 61, *1*) und die Tochterzellen runden sich ab. Ist das geschehen, dann verquellen die Muttermembranen so vollständig, daß sie fast unsichtbar werden. Die gerundeten Zellen aber erhalten eine gewisse Bewegungsfreiheit; unter Bildung von Fortsätzen rücken die ungleichnamigen paarweise gegeneinander

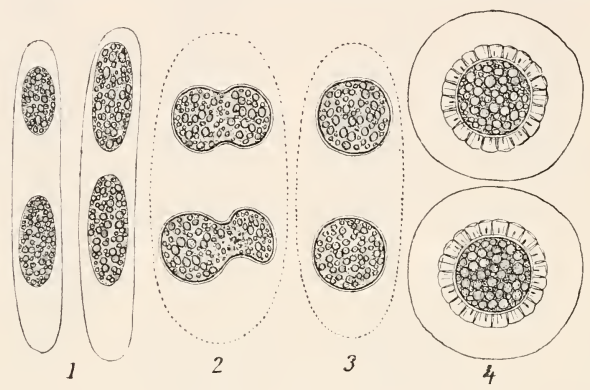


Fig. 61. *Spirotaenia condensata* (Bréb.) n. Archer.

(Fig. 61, *2*) und verschmelzen dann zu einer Zygote (Fig. 61, *3*), welche eine ganz charakteristische Haut (Fig. 61, *4*) erhält (s. unten).

Archers interessante Angaben haben, soweit ich sehe, keine genügende Beachtung gefunden. Berthold beschreibt später, ohne Archers etwas versteckte Arbeit zu kennen, die Kopulation der nämlichen Spirotaenia aus den Ardennen in derselben Weise; danach ist an der Richtigkeit der ganzen Befunde um so weniger zu zweifeln, als Lütkemüller dasselbe für Spirotaenia obscura angibt.

Nicht alle Spirotaenien dürften indes nach diesem Schema kopulieren. Spirotaenia truncata Arch. bildet nur eine Zygote, deren Entstehung nicht genau angegeben wird.

Bei Cylindrocystis Brébissonii wurden gelegentlich (Archer, Kauffmann) Doppelzygoten gefunden, die doch wohl so entstanden sind wie die von Spirotaenia. Danach ist nicht ausgeschlossen, daß die Modalitäten der Kopulation bei ein und derselben Art wechseln.

Nachdem bei Cylindrocystis Brébissonii sich die Plasmamassen ver einigt haben, verschmelzen auch die Kerne (Fig. 60, *6, 7, 8*), die Chromatophoren bleiben zunächst gut sichtbar, je weiter aber die Zygote reift, um so unansehnlicher werden sie. Die Pyrenoide entschwinden der Beob-

achtung (Fig. 60, *8*), ob sie ganz aufgelöst werden, konnte KAUFFMANN nicht mit Sicherheit feststellen. Die Zygote füllt sich schließlich mit Öl.

An der Membran des fertigen Gebildes kann man bei Cylindrocystis drei Häute unterscheiden: Epi-, Meso- und Endospor. Epi- und Endospor bestehen aus Zellulose, das Mesospor erfährt erhebliche Einlagerungen einer Substanz, die an die Cuticularmasse der höheren Pflanzen erinnert, mit dieser aber nicht identisch sein dürfte. Das alles stimmt mit den später zu beschreibenden Zygnemaceen überein.

Dagegen ist der Bau der Sporenmembran bei Spirotaenia nach ARCHER und besonders nach BERTHOLD ein anderer. Hier sind die jungen Zygoten bald nach der Kopulation von einer kutikularisierten bräunlichen Membran umgeben. Außerhalb derselben wird eine stark lichtbrechende bläuliche Masse erkennbar und innerhalb dieser differenzieren sich die in Fig. 61, *4* gezeichneten Waben, wie das BERTHOLD im einzelnen beschreibt. Die Wabenwände sind später kutikularisiert.

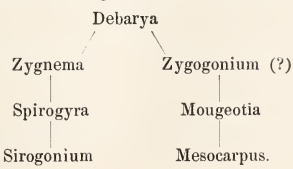
BERTHOLD hebt hervor, daß bei der Zygotenbildung Plasma außerhalb der eigentlichen Zygote zurückbleiben müsse. Das ist wohl erneut zu prüfen, und ohnehin ist zu erwägen, ob sich die Membranbildung der Zygoten nicht doch auf einen einheitlichen Typus zurückführen lasse

Bei der Keimung der Cylindrocystis, die KAUFFMANN untersuchte, und wohl auch bei den anderen Gattungen, zerfällt der Kern der Zygote durch zwei aufeinander folgende Teilungsschnitte in vier (Fig. 60, *8a, 9*). Die erste Teilung ist eine heterotypische, in ihr wird die Zahl der Chromosomen, die im Zygotenkern 40 betrug, wieder auf 20 herabgesetzt. Wenn die Kerne sich teilen, werden auch die Chlorophyllkörper wieder deutlicher, es erscheinen allmählich vier Paare (Fig. 60, *9*) und in jedem Chromatophor tritt nun auch das Pyrenoid dem Beschauer deutlich vor Augen — ob völlig neugebildet, bleibt unsicher. Je ein Kern und ein Chromatophorenpaar werden von Plasma umhüllt; es sondern sich vier Plasmaportionen ab (Fig. 60, *10*), umgeben sich mit Haut und stellen nun die jungen Pflanzen dar. Dieselben strecken sich ein wenig, liegen häufig, aber nicht immer (Fig. 59, *10*) parallel nebeneinander und werden dann frei durch Aufreißen der derben Haut. Sie vermehren sich in der oben beschriebenen Weise bis aus irgendeinem Grunde die Sexualität wieder in ihre Rechte tritt. Aus allem geht hervor, daß bei den Mesotaeniaceen nur die Zygote diploid ist, alle anderen Zellen sind haploid.

Wie bei den später zu besprechenden Zygnemaceen dürfte auch bei den Mesotaenien Parthenogenesis vorkommen. HALLAS beschreibt eine Form, welche sich bezüglich der Parthenosporenbildung ebenso verhält wie Spirogyra mirabilis. Da diese Sporen aber zwei bis drei oder gar vier Keimlinge bilden, möchte ich sie nicht mit HALLAS zu Zygnema, sondern zu den Mesotaenien rechnen.

2. Zygnemaceae.

Wir ordnen mit dem Hinweis auf spätere Begründung die wichtigsten Gattungen der Zygnemaceen in folgender Weise:



Vegetationsorgane.

Die Vertreter unserer Familie besitzen stets Fadenform. Die Fäden sind einreihig und unverzweigt, nur ganz ausnahmsweise werden kurze Äste angegeben. — Eine Übersicht geben Borge und Pascher.

Obwohl bei der Keimung Rhizoiden überall angedeutet werden, wie noch gezeigt werden soll, kommt doch eine ausgiebige Bildung von Haftorganen nicht vor: nur bei Mougeotia z. B. treiben einzelne Zellen nach de Bary und Pascher Haftfortsätze bzw. kurze Zweige, höchstens festsitzende Formen wie Spirogyra fluviatilis u. Sp. adnata (Delf) bilden Haftorgane stärker aus. Borge konnte demonstrieren, daß neben manchen anderen Beeinflussungen der Außenwelt besonders Kontaktreize die Rhizoidbildung an den untersten Zellen auslösen; sowohl an der eben genannten Form als auch an manchen anderen Spezies, welche im Freien selten mit diesen Organen gefunden werden.

Haben die Fäden eine gewisse Länge erreicht, so findet häufig ein Zerbrechen derselben statt, welches bald zur Bildung mehrzelliger Stücke, bald zur völligen Isolierung der Einzelzellen führt.

Mag aber der Faden in größere oder kleinere Teile zerfallen, immer haben diese Prozesse in erster Linie für die Vermehrung des fraglichen Gewächses eine Bedeutung, denn jede isolierte Zelle kann zu einem neuen Faden auswachsen.

Außerdem können durch eine Zersprengung kranke und tote Glieder des Fadens abgestoßen werden usw.

Benecke, welcher die Vorgänge eingehender studierte, nachdem schon von älteren Beobachtern mehrfach darauf hingewiesen war, unterscheidet zunächst wohl mit Recht einen langsamen Zerfall, der auch häufig ohne sichtbaren äußeren Grund sich abspielt, und ein plötzliches Zersprengen der Fäden, bei welchem die einzelnen Zellen nicht selten mit scharfem Ruck „auseinander sausen". Das letztere erfolgt meist auf Einwirkungen von außen her, und Benecke zeigte, daß es hierbei fast immer auf Tötung oder Schwächung einzelner Zellen im Fadenverbande ankommt. Letzteres kann durch intensive Beleuchtung oder starke Erwärmung von Einzelzellen, durch partielle Vergiftung usw. erzielt werden. Im natürlichen Verlaufe der Dinge wirkt selbstverständlich das Absterben einzelner Zellen aus unbekannten Gründen ebenso.

Während der langsame Zerfall bei allen Zygnemeenfäden wahrgenommen wird und besonders bei Genicularia und Gonatozygon vorzukommen scheint, bilden manche Mougeotia-Arten ein besonders gutes Beispiel für die rapide Zerfällung der Fäden in kurze Stücke. Doch kann dieselbe auch bei Spirogyren erzielt werden (Faber).

Der Mechanismus ist zunächst bei Mougeotia ein sehr einfacher. Die Zellwand besteht aus einer äußeren Schicht, welche wir einmal der Kürze halber Cuticula (*cu*) nennen wollen, darunter liegt die gewöhnliche Zellulosemembran. Die Querwände, ursprünglich einfach, spalten sich sehr zeitig (Fig. 62, *1*) in zwei Lamellen, welche nicht selten in der Mitte etwas verdickt erscheinen. Daß diese Lamellen schließlich nur noch lose aneinander liegen, ergibt die Plasmolyse, durch welche sie voneinander abgehoben werden (Fig. 62, *2*). Die Zellen des Fadens hängen also nur durch die Cuticula zusammen; reißt diese an der Verbindungsstelle, so müssen die Zellen sich voneinander lösen.

Viele Spirogyren haben ganz glatte Querwände, sie zerfallen nur schwer und unter besonderen Bedingungen, andere dagegen lösen sich leicht in

Einzelzellen auf; sie sind es, welche die viel erwähnten Falten der Querwände erkennen lassen. Nachdem dieselben den Systematikern oft für die Diagnose gedient hatten, beschrieb COHN sie richtig und STRASBURGER gab dann ein Bild von ihrer Entstehung, das BEHRENS korrekt fand.

Den Querwänden der fraglichen Spirogyren sind (Fig. 62, *4*) scheinbar Zapfen beiderseits aufgesetzt, tatsächlich handelt es sich um kurze, doppelwandige Zylinderchen, alias Ringfalten, der Membran, welche so ausgestülpt werden können, wie es Fig. 62, *6* zeigt, falls der Turgor in der Nachbarzelle verloren geht oder sinkt, und demnach funktionieren sie wie die einfacheren Apparate bei Mougeotia.

Die erste Anlage der Falten besteht tatsächlich aus einem Ringe, welcher der noch nicht einmal völlig geschlossenen jungen Querwand aufgesetzt wird (Fig. 62, *4*). Neue Membranschichten werden nun einfach angelagert und müssen, indem sie auch den Ring überziehen, Falten darstellen. Die primäre Membran mit Ring entspricht der Mittellamelle; diese verquillt und damit werden die Falten frei und bewegungsfähig. Spirogyra colligata besitzt nach HODGETTS an der Grenze zwischen zwei Gliederzellen

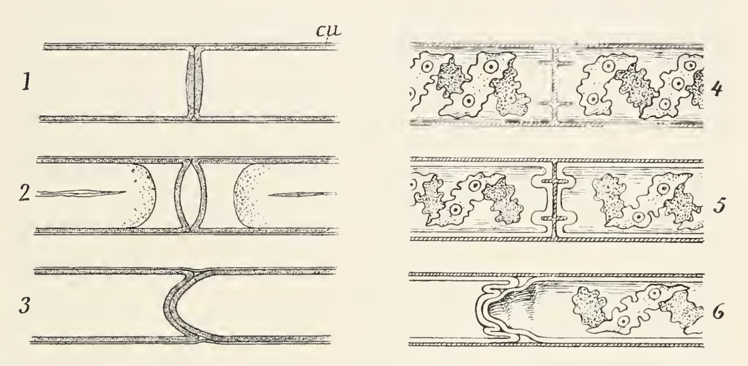


Fig. 62. *1—3 Mougeotia*, Schema des Fadenzerfalles n. BENECKE. *4, 5 Spirogyra*, Schemata der Faltenbildung. *6* Ausstülpung der Falten n. COHN. *cu* Cuticula.

des Fadens eigenartige ⌶-förmige Membranstücke. Die Enden der beiden Nachbarzellen schieben sich von rechts und links in das ⌶-Stück wie in eine Hülse ein. Werden die Fäden zersprengt, dann wird das ⌶-Stück abgestreift.

Die Ursache der Zersprengung ist im allgemeinen der Turgor. Sinkt dieser in der einen Zelle, so besorgt der hydrostatische Druck in den Nachbarinnen das Abstreifen der unterwertigen Zelle, indem erstere sich an den Enden abrundet und so die Cuticularschicht sprengt (BENECKE). Ist einmal in einer Zelle aus irgendeinem Grunde Turgorschwankung erzielt, so pflanzt sich diese durch den ganzen Faden fort und kann damit die vollständige Zersprengung in einzelne Zellen herbeiführen. Eine Schädigung gewisser Elemente kann den Vorgang auslösen, eine allseitige Turgorsteigerung kann aber zum gleichen Erfolg führen. FABER z. B. erzielte durch dauernde Belichtung einer Spirogyra eine Turgorsteigerung etwa um die Hälfte, die Fäden zersprangen jetzt, der Turgor ging auf das normale Maß zurück, ja er sank zeitweilig unter dieses. Daß nur der Turgor, überhaupt

rein mechanische Kräfte, tätig sind, geht aus dem Umstande hervor, daß das Geschilderte sich auch im O-freien Raum abspielt.

Die ziemlich derbe Wand der Zygnemaceenzelle wird, wie wir schon sahen, von einer zarten Cuticularschicht überzogen, welche sich mit Chlorzinkjod gelb färbt; ob sie der Cuticula höherer Pflanzen aber ganz gleich sei, ist unsicher. Die Membran selber gibt Zellulosereaktion, doch zeigte Klebs, daß der eigentlichen Zellulose noch andere Substanzen beigemengt sind, welche man z. B. durch Kochen mit verdünnter Salzsäure entfernen kann.

Die Membran wächst nach Klebs, wie später erörtert wird, durch Apposition. Dieser Autor zeigte auch, daß plasmolysierte Zygnemen eine neue Membran auf der Oberfläche des kontrahierten Protoplasten ausscheiden.

Besonderes Interesse bietet die der Membran der Zygnemaceen aufsitzende Gallertscheide, welche nur bei einigen wenigen Formen fehlen dürfte. Ältere Beobachter sahen sie als ein Umwandlungsprodukt der äußersten Wandschicht an, Klebs aber betont neuerdings, daß er niemals Übergänge gefunden habe, man müsse die Schleimhülle wohl als ein von innen her ausgeschiedenes Produkt der Zelle ansehen. Das stimmt mit den Beobachtungen von Hauptfleisch an den Desmidiaceen überein.

Farbstoffe (z. B. Methylviolett) weisen nach Klebs eine schon von älteren Beobachtern wahrgenommene Stäbchenstruktur in den Gallertscheiden nach, die im Leben meistens völlig gleichartig erscheinen. Doch sah Faber die Dinge auch schon an frischen Objekten. Die Stäbchen lassen sich durch Niederschläge organischer und anorganischer Verbindungen der verschiedensten Art, z. B. Tonerde, Kalk, Bleiverbindungen, Berliner Blau usw. sichtbar machen, welche Klebs in ihnen hervorrief. Werden die Gallertscheiden mit kochendem Wasser, Chlorzinkjod usw. behandelt, so werden die Stäbchen herausgelöst und dann ist es nicht mehr möglich, jene Niederschläge zu erzielen. Bei solcher Behandlung bleibt aber eine nicht strukturierte Masse zurück, welche Klebs Grundsubstanz nennt. Hodgetts konnte an Spirogyra colligata bereits im Leben eine Stäbchenschicht wahrnehmen, welche von einer scheinbar strukturlosen Gallertmasse überlagert wird.

Hauptfleisch hat über den Schleim der Zygnemen eine etwas abweichende Anschauung gewonnen, die sich mehr an das anschließt, was er über Poren bei den Desmidiaceen (s. unten) wahrnahm. Allein ich glaube, er hat doch die Klebsschen Reaktionen nicht hinreichend gewürdigt. Im einzelnen verweise ich auf die genannten Arbeiten und bemerke nur, daß Poren in der Membran der Zygnemaceen bislang nicht zur Beobachtung gelangten.

Klebs fand, daß die mit Niederschlägen versehenen Gallertscheiden unter Verquellung abgestoßen werden, jedoch nur, wenn die Einlagerungen bestimmte Form und bestimmte chemische Beschaffenheit haben.

In bezug hierauf sei um so mehr auf die Arbeit von Klebs selbst verwiesen, als der Prozeß zweifellos so kompliziert ist, daß wir ihn heute noch nicht ganz übersehen; denn obzwar tote Zellen die Erscheinung partiell zeigen, verläuft sie doch nur an lebenden ganz glatt. Die abgeworfene Scheide kann ersetzt werden, wie überhaupt auch im Freien mehrfacher Ersatz von Gallerthüllen stattfinden dürfte.

Der Zellinhalt der Zygnemaceen bietet mancherlei Interessantes, und da gerade diese Algen zu allerlei Untersuchungen allgemeiner Art benutzt wurden, soll von ihnen auch in den Kapiteln noch die Rede sein, welche Allgemeines behandeln.

Das Auffallendste an den Zellen unserer Gruppe sind die Chromatophoren. Als einfachste Form finden wir eine Platte, die besonders bei

Mesocarpus altberühmt ist. Dieselbe liegt aber nicht wie sonst so häufig der Wand an, sondern sie durchsetzt — fast eben — die Zellmitte. Fig. 63 zeigt das besser als lange Beschreibung. Plasma deckt natürlich überall das Chromatophor, der Kern liegt ihm ungefähr in der Mitte auf. Pyrenoide sind annähernd gleichmäßig über die ganze Platte in mäßiger Zahl verteilt.

Als gewundene Platten kann man wohl die allbekannten Chlorophyllbänder der Spirogyren ansprechen. Sie liegen ja bald in Einzahl, bald in Mehrzahl in der Zelle, ihre Schraubenwindungen sind bald flach, bald steil, je nach der Spezies; gelegentlich kommen Spaltungen, Umbiegungen an den Enden usw. vor (KASANOWSKY). Alle Bänder sind rechts gewunden. In der Mittellinie der Bänder finden sich in sehr regelmäßigen Abständen große Pyrenoide (Fig. 64).

Fig. 63 n. PALLA. *Mougeotia scalaris*. *chr* Chromatophoren. *a* Stärke, *py* Pyrenoide, *k* Kern, *ky* Karyoide.

Das ist das, was man bei oberflächlicher Betrachtung sieht; die Sache ist aber komplizierter. Bei vielen Spezies ist den grünen Bändern nach außen hin ein Kamm oder eine Leiste aufgesetzt, so daß sie im Querschnittt ⊥-förmig erscheinen. Sodann sind die Ränder nicht glatt, sondern wellig ausgebuchtet, und wenn nun, wie das nach KOLKWITZ häufig ist, die Chromatophoren rinnenartig gekrümmt werden (konkave Seite gegen die Zellwand gekehrt), dann dienen die stumpfen Zähne der Bänder gleichsam als Füße, zwischen welchen Plasma zirkulieren kann.

Die Chloroplasten wachsen, und zwar nach KOLKWITZ sowohl an der Spitze, als auch interkalar. Durch letzteren Umstand wird eine Trennung der Pyrenoide nach deren Teilung auf einfache Weise ermöglicht. Daß dabei die Bänder im Plasma „gleiten" müssen, ist selbstverständlich.

Nach KOLKWITZ wären die Bänder in der Zelle „gespannt". Er schließt das aus Kontraktionen, die sie unter gewissen Umständen erfahren. Dieser Schluß scheint mir indes nicht zwingend zu sein.

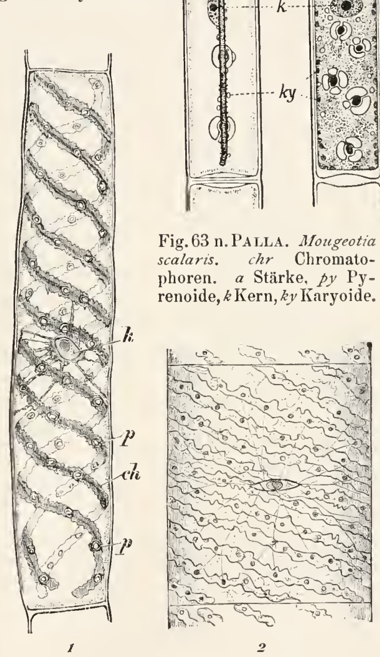


Fig. 64 n. STRASBURGER. *1 Spirogyra quinina*. *2 Spirogyra spec.* *k* Kern, *p* Pyrenoid, *ch* Chromatophor.

Der Zellkern liegt meistens inmitten der Spirogyra-Zelle, das ihn umgebende Plasma sendet in solchen Fällen Stränge aus, welche sich mit ganz besonderer Vorliebe dort anheften, wo ein Pyrenoid liegt, ja nach STRASBURGER und CHMIELEVSKY gabeln sie sich, wenn ein Pyrenoid sich teilt, und wenn dann die Teilstücke auseinander rücken (Fig. 64, *2*).

Bei gewissen Arten (Sp. quinina u. a.) verschiebt sich freilich der Kern nach Strasburger und Haberlandt an die Peripherie der Zelle.

Einen besonderen Typus, der sich nicht ohne weiteres an die Plattenformen anreiht, repräsentieren die Zygnemen (Fig. 65). Hier werden zwei sternförmige Chromatophoren beschrieben; jedes derselben enthält ein Mittelstück mit Pyrenoid, und von ersterem strahlen schmale, spitze Streifen nach allen Richtungen aus. Die grünen Sterne sind durch ein breites Plasmaband verknüpft, das in der Mitte den Kern führt. Bourquin allerdings leugnet vielleicht mit Recht die Sternnatur des Chromatophors. Dasselbe sei oval, die Strahlen bestehen nur aus Plasma. Wieder anders, aber kaum besser, sind die Angaben von West und Stocky.

Den drei beschriebenen Typen reihen sich die anderen Zygnemaceen zwanglos an.

Von der Regel, daß die Chlorophyllkörper der Zygnemaceen Pyrenoide führen, ist bislang nur eine Ausnahme durch Palla konstatiert worden.

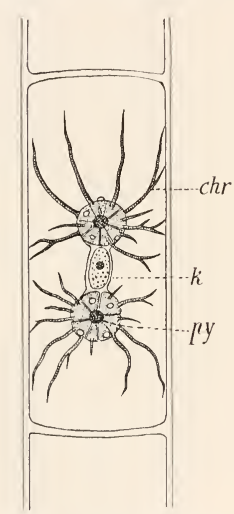


Fig. 65. *Zygnema spec.* n. Palla. *k* Kern, *chr* Chromatophor, *py* Pyrenoid.

Dieser Autor erwähnt auch ein neues Organ der Conjugatenzelle, das Karyoid. Es handelt sich um Eiweißkörperchen (?), welche mit Jod-Eosin usw. leicht nachweisbar sind (Fig. 63, *ky*). Dieselben sitzen meistens den Chromatophoren auf, können aber auch von diesen frei in das Plasma der Zelle gelangen.

Als Assimilationsprodukt tritt wohl überall Stärke auf.

Die Vakuolenflüssigkeit enthält neben den üblichen Substanzen nicht selten „Gerbstoff“, was besonders durch die Speicherung von Anilinfarben (s. unten) demonstriert wird. Dies Verfahren weist jene Körper nicht bloß in den großen Zellsafträumen, sondern auch in kleinen Bläschen nach.

Zygogonium, Zygnema purpureum u. a. beherbergen in Lösung rote oder blaue Farbstoffe, von denen Lagerheim einen Teil dem Anthocyan an die Seite stellt (s. auch West u. a.).

de Vries hatte bekanntlich den Zellen aller Pflanzen einen besonderen Tonoplasten zugeschrieben. Er untersuchte die Sache weitgehend an Spirogyra. van Wisselingh aber zeigte — in Übereinstimmung mit dem, was an anderen Pflanzen gefunden wurde (Pfeffer) —, daß Vakuolen an beliebiger Stelle aus dem Plasma der Zelle heraus gebildet werden können.

Der Kern vieler Spirogyren ist linsenförmig und dann meistens derart suspendiert, daß dem Beschauer, welcher den Faden von der Seite sieht, die Kante der Linse zugekehrt ist. In anderen Fällen dagegen erscheint der Kern von der Seite fast vierkantig mit abgerundeten Ecken, d. h. er ist kurz zylindrisch. Gewöhnlich ist ein großer Zentralkörper, meist Nucleolus genannt, umgeben von einem hellen, substanzarmen Hof, der seinerseits durch eine ziemlich derbe Kernmembran von dem Zellplasma geschieden wird. Der Zentralkörper zeigt alle Reaktionen (Tröndle), welche den Chromosomen höherer Pflanzen eigen sind, und es besteht heute kein Zweifel mehr, daß er zum mindesten die Hauptmasse des Chromatins (=Nucleoprotein) enthält. Mit dem eigentlichen Nucleolus hat er nichts zu tun, deshalb

sollte man ihn auch nicht mehr so nennen. Die Kernteilungen wurden von Strasburger, Mitzkewitsh, van Wisselingh, Berghs, Escoyez, Karsten, Merriman, v. Neuenstein u. a. untersucht. Es geht aus allem hervor, daß der Zentralkörper an der Bildung der Chromosomen den Hauptanteil hat, und daß auch schließlich Kernspindeln usw. zum Vorschein kommen, die an höhere Pflanzen anklingen. Im übrigen aber weichen die Angaben noch so weit voneinander ab, daß ich mich nicht entschließen kann, hier etwas daraus wiederzugeben. Jeder Beobachter scheint mir mit besonderen Methoden besondere Bilder erhalten zu haben.

Bei Zygnema liegen die Dinge wohl ähnlich, doch wird hier besonders von Escoyez und Kurssanow betont, daß die Chromosomen nicht dem zentralen Körper entstammen, sondern der Umgebung desselben; ersterer spielt offenbar bei der Mitose keine große Rolle und kann danach vielleicht als echter Nucleolus angesprochen werden. Ein solcher ist wohl auch bei den Spirogyren vorhanden, denn wir lesen mehrfach, daß bei der Kernteilung dieser Alge vom Zentralkörper ein Rest („Restkörper" usw.) übrig bleibe. Auch das könnte ein wirklicher Nucleolus sein, und wenn das der Fall, würde sich Spirogyra von Zygnema und vielleicht von anderen Pflanzen nur dadurch unterscheiden, daß sich das Chromatin um den Nucleolus in auffallender Weise zum Zentralkörper ballt.

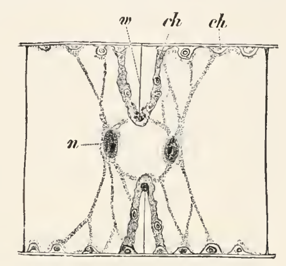


Fig. 66 n. Strasburger. *Spirogyra spec.* Zelle in Teilung. *n* Kern, *w* junge Querwand. *ch* Chromatophoren.

Seit dem Beginne der karyokinetischen Untersuchungen mit Hilfe moderner Technik weiß man, daß Kern- und Zellteilung bei Spirogyra und anderen Zygnemeen Hand in Hand gehen. Freilich hatten schon früher A. Braun, Pringsheim, Nägeli, Sachs u. a. den Vorgang der Teilung als solchen richtig beschrieben. Derselbe spielt sich nachts zwischen 11—1 Uhr ab, kann aber durch geeignete Abkühlung auch auf den Tag verlegt werden.

Wenn die Tochterkerne gebildet sind und annähernd eine konstante Lage angenommen haben, beginnen die zarten Fasern der Kernspindel miteinander seitlich zu verschmelzen und gleichzeitig biegen sie sich weit tonnenförmig auswärts, fast bis zur Berührung mit der Längswand; das geht nach Strasburgbr sehr rasch unter den Augen des Beobachters am lebenden Objekte vor sich.

Lange vorher indes sammelte sich am Äquator der Zelle im Wandbelag reichliches Plasma ringförmig an. Dann entstand in dieser Ansammlung ein fester, zarter Zellulosering, welcher nunmehr nach innen wächst und damit Diaphragmen- oder irisblendenähnlich allmählich den plasmatischen Wandbelag einschnürt (Fig. 66). Endlich schließt sich die Öffnung, und damit ist natürlich das Plasma nebst seinen Einschlüssen in zwei Teile zerschnitten. Es folgt nur noch Auflagerung neuer Zelluloseschichten auf diese primäre Wand, welche dann später die Mittellamelle darstellt.

Abgesehen von der Kernteilung erinnert der Teilungsvorgang nicht unwesentlich an Cladophora.

Nach van Wisselingh wäre die Lage der Querwand im Voraus durch den Kern usw. bestimmt. Doch paßt das wenig zu den Erfahrungen an abnormen Zellen.

Die Chromatophoren werden während des Teilungsprozesses durch die vorrückenden Ränder des Diaphragmas einfach zerschnitten, bei Mesocarpus

die Platte, bei Spirogyra die Bänder. Letztere wölben sich (Fig. 66) kurz vor dem Zerreißen ziemlich weit in das Zellinnere vor. Hat sich die Zelle vor der Teilung gestreckt, so geschieht das gleiche mit den Chlorophyllkörpern. Das alles setzt sich natürlich auch nach erfolgter Teilung fort. Bei Zygnema erhält jede junge Zelle zunächst nur einen Farbstoffträger. In diesem teilt sich das Pyrenoid, die Zahl der Sternstrahlen wird vermehrt, bis endlich zwischen den beiden Schwesterpyrenoiden hindurch ein Querriß zwei Teile schafft, die nunmehr die Zahl ihrer Strahlen weiter ergänzen, und zwar, wie es scheint, durch Längsteilung der alten. Das besteht zu Recht, auch wenn die Strahlen aus Plasma bestehen.

Der geschilderte Vorgang ist der normale. Es ist nun aber GERASSIMOFF gelungen, ganz „abnorme" Kern- und Zellteilungen bei Spirogyra, Zygnema u. a. zu erzielen, indem er die Fäden für kurze Zeit auf Temperaturen unter 0° abkühlte oder Anästhetica, wie Chloroform, Äther usw., in rund 1%iger Menge dem Kulturwasser zusetzte. NATHANSOHN hat die Sache weiter verfolgt und nur 0,5%igen Äther angewandt, welcher weniger schädigend wirkt.

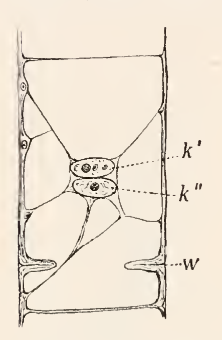


Fig. 67 n. NATHANSON. *Spirogyra orbicularis.* Ungleichmäßig sich teilende Zelle. *k' k"* Kerne. *w* Anlage der Querwand.

Auf diesem Wege vermochte NATHANSOHN ausschließlich amitotische Teilungen in Spirogyrafäden zu induzieren. Nach Entfernung des Äthers usw. kehrten die Mitosen in normaler Weise wieder; es gelingt aber durch solche Eingriffe in mehreren Zellgenerationen amitotische Teilungen sich fortsetzen zu lassen.

VAN WISSELINGH freilich beanstandet die Befunde NATHANSOHNS und GERASSIMOFFS; er findet zwar auch mit Hilfe der vorerwähnten Reagentien abweichende Teilungen des Kernes, aber er glaubt, daß es sich nur um modifizierte, gleichsam pathologische Mitosen handle. Eine wirkliche Amitose komme in den erwähnten Fällen nicht vor. NATHANSOHN freilich will das nicht zugeben.

In allen bisher erwähnten Versuchen wurden die Querwände normal an der üblichen Stelle gebildet. Bei etwas stärkeren Eingriffen aber erhielten GERASSIMOFF, NATHANSOHN und VAN WISSELINGH auch in dieser Richtung Abweichungen. Die ersteren arbeiteten mit Äther und anderen chemischen Agentien wie auch mit Temperaturerniedrigung, VAN WISSELINGH ließ die Zentrifugalkraft wirken und erzielte damit wohl die übersichtlichsten Resultate. Im Grunde wirken aber wohl alle jene Faktoren gleich. Es gelingt, die Hauptmasse der Inhaltsbestandteile, z. B. durch die Fliehkraft, in das eine Ende der Zelle zu treiben, in dieser häufen sich die Chromatophoren, der Zellkern und das Plasma. Von letzterem aber bleibt immer mindestens noch ein dünner Überzug in dem entleerten Anteil zurück. Solche Zellen können trotzdem durch eine Querwand zerlegt werden. Diese wird aber an einer „falschen" Stelle eingebaut und scheidet eine kleinere von einer größeren Zelle (Fig. 67).

Die kleinere Zelle kann ohne Kern und ohne Chromatophoren sein, sie kann aber von letzteren auch einige Fetzen enthalten, ja sie kann einen Kern zugewiesen erhalten, ohne daß Chlorophyll in sie eingeht. Das hängt ab von der Wirkung des Außenmediums einerseits, von den Entwicklungszustand der Zelle andererseits; besonders kommt es auf den Moment an,

in welchem etwaige Mitosen erfaßt werden. van Wisselingh schildert das ausführlich. Er zeigt auch, daß die Wirkungen der Zentrifuge nach Tagen erst erkennbar werden können und dann zu ganz merkwürdigen Bildern führen (zwei- und dreikernige Zellen usw.). Bleibt der eine Anteil der Mutterzelle kernlos, so finden sich in den anderen zwei Kerne (Fig. 67) oder aber ein großer Nucleus, welcher doppelwertig ist, denn er entsteht wohl sicher dadurch, daß eine bereits begonnene Mitose rückgängig gemacht wird.

Die kernlosen Zellen gehen keineswegs sofort zugrunde, sie wurden bis zu 2 Monaten lebend erhalten, aber sie sind doch viel weniger kräftig und zeigen Parasiten gegenüber geringe Resistenz. Immerhin können sie um den kernlosen Protoplasten eine neue Haut bilden, welche sich der alten allseitig anlegt, sie können auch wachsen, zumal wenn sie Chromatophorenteile enthalten. Diese wachsen auch selber und produzieren Stärke. Da solche aber weit weniger verbraucht wird als in normalen Zellen, kann sie sich erheblich anhäufen. Gerassimoff gibt an, daß der Turgor bald nach der Bildung der kernfreien Zelle in dieser erhöht sei, van Wisselingh fand ihn, zumal nach längerer Zeit, oft geringer. Das hängt vielleicht von dem langsamen Absterben ab, bei dem dann auch die Chromatophoren verblassen usw.

Die Zellen mit zwei Kernen oder mit der verdoppelten Kernmasse sind stets erheblich größer als die normalen — vielleicht kann man sie als Gigas-Formen bezeichnen (s. Winkler). Ganz allgemein zeigen sie lebhafte Neigung zum Wachsen. Bei der Teilung behalten die Tochterkerne die abweichenden Eigenschaften der Mutter, es entstehen also durch diese wieder Zellen mit Riesenkernen oder aber, wenn zwei Kerne gegeben waren, teilen sich beide normal — konjugiert? —, so daß von einer zweikernigen Zelle durch eine Anzahl von Generationen hindurch immer Gebilde dieser Art ausgehen.

Weitere Einzelheiten bei Gerassimoff und van Wisselingh.

Zygnemen, Mougeotien, besonders aber Zygogonium ericetorum (neuerdings von Fritsch und West bearbeitet), bilden, ohne ihren Inhalt zu kontrahieren, Ruhezellen (Akineten), welche sich in bekannter Weise durch Speicherung von Reservesubstanzen auszeichnen und demgemäß Einzelheiten des inneren Baues nur noch schwer erkennen lassen. Fett und Pyrenoidwie Stromastärke bilden die Hauptmasse der Reservesubstanz. Natürlich wird auch die Membran erheblich verdickt, ganz besonders aber wird die Gallertscheide verstärkt, sie zeigt vielfach Schichtung. Mit den eben geschilderten Veränderungen hat es in den meisten Fällen sein Bewenden, doch geht bei Zygnema pectinatum die Sache weiter. Hier wird die derbe Zellwand braun wie bei Sporen und alle Stärke wird in Öl übergeführt.

Diese Dauerzellen (Akineten) entstehen beim Austrocknen der die Algen beherbergenden Gräben, Wasserlöcher usw., auch wohl bei niederen Temperaturen. Bei Benetzung keimen sie meist unter Sprengung der verdickten Membranen und damit unter Verlust der alten Gallertscheiden aus.

Schmidle fand an einem australischen, West und Stockey an einem europäischen Zygnema gerundete Ruhezellen. In diesen Fällen zieht sich der Plasmainhalt der Zelle fast kugelförmig zusammen, umgibt sich mit einer derben Haut und speichert Reservestoffe. Die alten leeren Häute bleiben lange erhalten und verketten die Kugelzellen zu rosenkranzartigen Gebilden.

Die Zygnemaceen sind zum Teil beweglich; besonders Spirogyren wurden von Hofmeister studiert und auch ich habe deren Bewegungen sehr häufig gesehen.

Bringt man einen Knäuel unregelmäßig gelagerter Spirogyrafäden in ein Kulturgefäß, so entwirrt sich derselbe und die Fäden richten sich in der Regel derartig auf, daß roßschweifähnliche Büschel entstehen, welche sogar über das Wasser hervorragen können, wenn die Atmosphäre hinreichend feucht ist. Die Fadenbüschel führen weiterhin teils autonome, teils durch Licht und Schwere induzierte Bewegungen aus, welche in **S**-förmigen Krümmungen, Pendelbewegungen usw. bestehen. Ähnliche Bewegungen setzen auch in ganz flachen Schalen ein, in welchen den Fäden naturgemäß eine horizontale Lage aufgezwängt wird.

Als Ursache der Krümmungen wies Hofmeister Wachstumsdifferenzen in den Gliederzellen des Fadens nach. Das Längenwachstum ist zeitweilig ganz sistiert oder doch stark gehemmt, setzt aber dann oft sehr rapide ein; wenn während dieser Zeit ungleiche Streckung auf antagonistischen Seiten erfolgt, müssen Krümmungen resultieren.

Auf diesem Wege erklären sich die Nutationen usw. ebenso leicht oder schwer wie bei höheren Pflanzen, nicht aber die Ortsveränderungen, welche z. B. in der Entwirrung der Fadenknäule zum Ausdruck kommen. Soweit ich sehe, handelt es sich hier, ähnlich wie bei den Desmidiaceen, um ein Fortbewegen an und auf fester Unterlage, und wie bei diesen wird man die Schleimhülle zur Erklärung heranziehen wollen, doch ist für die Zygnemaceen die Sache noch wesentlich weniger klar als für die Desmidiaceen.

Fortpflanzung.

Die Kopulation der Zygnemaceen wird dadurch eingeleitet, daß die ganzen Fäden sich paarweise aneinander legen, sie stellen sich dabei ziemlich genau parallel oder umwinden sich in langgezogener Spirale gegenseitig (Tröndle). In den typischen Fällen (Spirogyra usw.) wird von jeder Gliederzelle eines Fadens annähernd senkrecht zur Längsachse ein kürzerer oder längerer Fortsatz getrieben. Diese Fortsätze stoßen aufeinander, ihre Spitzen platten sich ab und später wird eine offene Kommunikation — Kopulationskanal — hergestellt, indem sich die trennenden Wände (wohl durch Enzyme) auflösen (Fig. 68, *2*). Auffallend ist, daß trotz mancher Unregelmäßigkeiten im einzelnen die Kopulationsfortsätze recht genau an den einander zugekehrten Seiten der Fadenpaare entstehen, und daß auch ihre Spitzen stets regelrecht aufeinanderstoßen. Haberlandt erklärt das durch chemische Reize. Indem die differenten Fäden verschiedene Substanzen ausscheiden, erzeugen sie beim vis-à-vis die Fortsätze. Letztere entstehen nicht ganz gleichzeitig; dadurch, daß die ältere Anlage einen Reiz auf die jüngere ausübt, treffen deren Spitzen aufeinander, Das ist plausibel und manche Abnormitäten usw. sprechen wohl dafür, doch scheint mir die Sache noch nicht direkt bewiesen zu sein, wie auch Klebs hervorhebt, obwohl er einige weitere Wahrscheinlichkeitsbeweise anführt.

Nicht alle Zygnemaceen treiben ausgeprägte seitliche Kopulationsfortsätze, manche, wie Sirogonium, Mougeotia u. a. führen in den zu verbindenden Gliederzellen knieförmige Krümmungen herbei. Die Kniestücke berühren sich mit der konvexen Seite, um an der Berührungsstelle die Wände aufzulösen — häufig nachdem durch ringartige Schleimmassen ein festerer Zusammenhalt hergestellt ist (Fig. 68, *4*, *5*). — Chodat glaubt, daß die anfänglich geraden Fäden sich an einigen Stellen berühren und erst dann durch den Kontaktreiz die Krümmung ausführen.

Fäden mit Knieverbindungen dürften nicht alle Zellen zur Kopulation bringen. Soll das trotzdem erfolgen, so macht sich ein vorgängiger Zerfall in Einzelzellen bemerkbar, z. B. bei Gonatozygon (s. unten). Auch Debarya

desmidioides soll (West) fast immer vor der Kopulation zerfallen, obwohl hier die Vereinigung eine andere ist als bei Gonatozygon.

Ist Kopulation von Zellen verschiedener Fäden auch das übliche, so wird doch gar nicht so selten auch eine Vereinigung von Nachbarzellen des nämlichen Fadens vollzogen. Dann entstehen Kopulationsfortsätze nicht fern von einer Querwand, richten sich unter Krümmung gegeneinander und verschmelzen (Fig. 69, *2*).

Wie die Fig. 69, *2* zeigt, können am selben Faden die sogenannten leiterförmigen und die seitlichen Verschmelzungen vorkommen. Daraus ergibt sich ohne weiteres, daß die ersten kein Gattungsmerkmal abgeben können (man hat auch die alten darauf gegründeten Gattungen z. B. Rhynchonema längst fallen lassen) und nach vielen älteren Autoren zeigte neuerdings West wieder, daß derartige Kopulationen fast bei allen Arten unter den Zygnemaceen als mehr oder weniger häufige Abnormität auftauchen (s. auch Tröndle, Chodat und Hodgett).

Man hat die seitlich vereinigten Zellen vielfach Schwesterzellen genannt und dabei wohl gedacht, daß diese sich vereinigen, nachdem erst kurz vorher eine Wand zwischen ihnen gebildet wurde. Tröndle hält diese Auffassung für unzutreffend. Zellen, die nebeneinander liegen, seien nicht ohne weiteres mit diesem Namen zu belegen, sondern ständen auf Grund der in den Fäden nachweisbaren interkalaren Teilungen oft in ganz anderen — entfernteren Verwandtschaftsverhältnissen. Er erläutert das an einem Schema. Ist das, wie ich glaube, richtig, so brauchten wir den Vorgang nicht als eine Durchbrechung des alten Gesetzes anzusehen, wonach die Kopulation nah Verwandter tunlichst verhindert wird.

Diese und viele andere Erscheinungen zeigen zur Genüge, daß auf die äußeren Formalitäten der Kopulation bei den Zygnemaceen wenig ankommt. Wichtiger sind, wie mir scheint, die im Innern sich abspielenden Prozesse. In ihrer recht mannigfaltigen Ausgestaltung werden sie wohl am einfachsten übersehen, wenn wir die Gattung Debarya Wittr. (Mougeotia glyptosperma de By und Mougeotiopsis calospora Palla) voranstellen (Fig. 68, *1*).

Die ursprünglich zylindrischen Kopulationskanäle schwellen in der Mitte eiförmig an, aus beiden Zellen wandert das gesamte Plasma in diesen erweiterten Raum, die Massen vereinigen sich und umgeben sich mit einer einheitlichen Membran, welche die Mutterzellmembran nur leicht berührt.

Wir reden hier, wie bereits erwähnt, von Gameten, auch Aplanogameten, als von den Plasmamassen, welche sich vereinigen; ihr Produkt ist hier immer die Zygote. Die Gameten produzierenden Zellen kann man Gametangien nennen, fährt aber hier wohl ebensogut mit dem Namen Gametenmutterzellen.

Hierher glaube ich auch Gonatozygon (Fig. 68, *3*) und Genicularia rechnen zu sollen, welche meist den Desmidiaceen zugezählt werden, mit Unrecht, wie mir scheint, denn die Membran hat, wenn sie auch von derjenigen der Zygnemaceen abweicht (Lütkemüller), offenbar keine Schalenstruktur, und außerdem wird nur ein Keimling aus der Zygote gebildet.

Die Pflanzen bilden Fäden, welche leicht in einzelne Zellen zerfallen. Stets geschieht das bei Beginn des Sexualaktes. Die isolierten Zellen biegen sich knieförmig (Fig. 68, *3*), liegen erst gekreuzt gegeneinander und treiben am Knie Papillen, die rasch zu großen Blasen werden, indem sie das Plasma aus beiden Zellen aufnehmen. Die Wandung der beiden Blasen wird immer dünner, schließlich platzen sie und die Inhalte vereinigen sich zur Zygote. Der Unterschied von Debarya besteht nur darin, daß der Verbindungskanal nicht ausdauert, sondern verquillt.

Mag nun Gonatozygon usw. sich an Debarya anschließen oder nicht, sicher reihen sich an die letztere Spirogyra und Zygnema an, aber bei diesen Gattungen ist ein Fortschritt zu verzeichnen. Die Gameten vereinigen sich nicht inmitten des Kopulationskanals (Ausnahmen s. DANGEARD), sondern nach vorgängiger erheblicher Kontraktion schlüpft das Plasma der einen

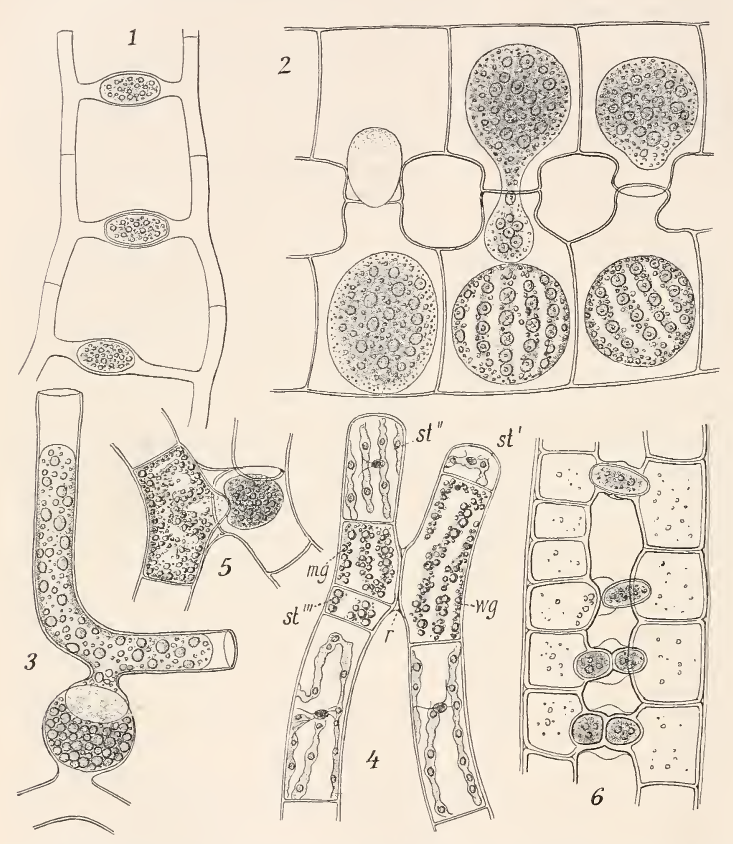


Fig. 68 n. DE BARY. *1 Debarya glyptosperma* Wittr. *2 Spirogyra Heeriana* Näg. *3 Genicularia Spirotaenia* de By. *4, 5 Sirogonium stictinum* Ktz. *6 Zygogonium didymum* Rabh. *r* Verkittungsring, *mg* männlicher, *wg* weiblicher Gamet, *st'*, *st''*, *st'''* sterile Zellen.

Gametenmutterzelle durch den Verbindungskanal hinüber in die benachbarte, um sich hier erst mit dem anderen, ebenfalls kugelig abgerundeten Gameten zu vereinigen (Fig. 68, *2*). Nach KURSSANOW dreht sich die männliche Zelle von Zygnema in ihrer Haut um 90° und es wandert nun durch den Verbindungskanal erst ein Chromatophor, dann der Zellkern, dann das zweite Chromatophor.

In allen eben besprochenen Fällen liegt die Zygote völlig frei in der Mutterzelle.

Man wird nicht fehl gehen, wenn man nach der üblichen Ausdrucksweise die aufnehmende Zelle als weibliche und die abgebende als männliche bezeichnet. Da aber immer die Zellen eines Fadens gleichartig sind, hat man es dann einerseits mit männlichen, andererseits mit weiblichen Fäden zu tun. Freilich gibt es auch „Zwitter". Nach CUNNINGHAM u. a. gibt es Spirogyra-Arten, bei welchen sich in jedem Faden sowohl aufnehmende als abgebende Zellen finden. Äußere Unterschiede sind in der Regel nicht gegeben, indes fand DE BARY, daß die weiblichen Gameten der Spirogyra Heeriana vor der Verschmelzung stets völlig kugeligen, die männlichen dagegen birnförmigen Umriß (Fig. 68, *2*) haben. KLEBS weist auf die vergrößerten weiblichen Zellen bei Sp. inflata hin und ED. GRUBER bemerkte in meinem Institut, daß bei Spirogyra crassa die männlichen Fäden meistens zahlreichere und etwas kürzere Zellen besitzen als die weiblichen. Infolgedessen werden im letzteren Fall männliche Zellen in gewisser Zahl von der Kopulation ausgeschlossen. Gewöhnlich liegen die steril bleibenden unregelmäßig zwischen den anderen, bisweilen aber sah man in den männlichen Fäden je eine fertile und eine sterile Zelle regelmäßig abwechseln. Auch TRÖNDLE fand ähnliches bei Sp. neglecta, freilich wurden hier auch in den weiblichen Fäden überzählige Zellen von der Vereinigung ausgeschlossen, und das wird auch wohl für die anderen Arten gelegentlich zutreffen.

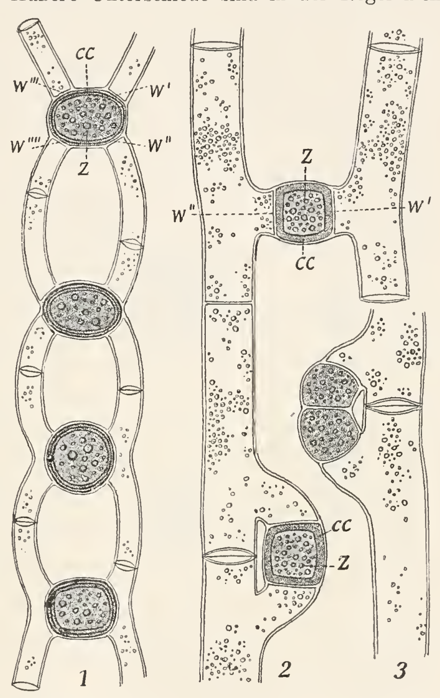


Fig. 69 n. WITTROCK. *1 Mougeotia calcarea* (Clev.) Wittr. *2, 3 Mougeotia mirabilis* Al. Br. *cc* Kopulationskanal, *z* Zygote. *w* Wände, welche die Zygote abgliedern.

Trotzdem führen diese Wahrnehmungen hinüber zu Sirogonium (Fig. 68, *4, 5*). Hier fruchtet nur eine bestimmte Zahl von Gliederzellen. Diese, knieförmig gebogen, sind durch einen Schleimring (*r*, Fig. 68, *4*) verkittet. Nun zerfällt eine der Kniezellen durch eine Querwand in zwei ungleiche Hälften. Die größere derselben bildet später den weiblichen Gameten (*wg*) und füllt sich schon zeitig mit Reservestoffen, die andere Zelle (*st'*) bleibt steril. Die korrespondierende Kniezelle zerfällt ebenfalls in zwei Teile; doch ist hier die sterile Zelle (*st''*) erheblich größer als im ersten Falle, während die fertile erheblich kleiner ist. Letztere gliedert noch eine

sterile Zelle (st''') ab und dann erst ist der männliche Gamet (mg) fertig. Er tritt, nachdem auch er Reservesubstanz gespeichert, in die weibliche Zelle über (Fig. 68, *5*).

Nicht bloß die Differenzierung von männlichen und weiblichen Zellen ist im letzten Falle ganz eklatant, sondern auch die Konstituierung der Gameten durch vorbereitende Teilungen in den Fadenzellen.

Von Debarya aus führt der Weg auch unschwer zu Zygogonium (das allerdings heute die Autoren mit Zygnema vereinigen wollen). Wie bei ersterer treffen sich die Gameten (Fig. 68, *6*) völlig isogam in der Mitte des Kopulationskanales (einige kleine Komplikationen kommen hier nicht in Frage) und umgeben sich dann mit einer eigenen Haut, aber DE BARY beschreibt ausdrücklich, daß nicht alles Plasma der Zelle in die Zygote eingeht, sondern daß der „Primordialschlauch", d. h. die äußerste Plasmahautschicht der Gametenmutterzelle, zurückbleibt.

Dasselbe erfolgt in noch auffälligerer Weise bei Mougeotia, einer Gattung, in welche WITTROCK wohl mit Recht alle Mesocarpus, Staurospermum usw. einschließt. Doch tritt hier etwas neues hinzu. Gewöhnlich ist ja die Membran der Zygote völlig unabhängig von den Häuten der Gametenmutterzellen. Hier aber werden die Wandungen der Kopulationskanäle für besagten Zweck mit verwertet. Am einfachsten zeigt das Fig. 69, *2*; der fragliche Kanal wird von zwei Querwänden beiderseits durchsetzt und in dem so gebildeten Raume liegt die Zygote. Die Sache wird noch etwas bunter in den Fällen, welche Fig. 69, *1* wiedergibt. In den oberen Teilen derselben ist klar ersichtlich, daß nicht zwei, sondern vier schräg gestellte Wände (w'—w'''') den Kopulationskanal gegen die entleerten Teile der Gametenmutterzellen abgrenzen. Anders ausgedrückt, hängen den Zygoten vier halbleere Zellen an. Leicht erkennbar ist auch, daß allerlei Übergänge von dem ersterwähnten Falle zum zweiten hinüberführen. Es handelt sich einfach um eine Verschiebung der in Frage kommenden Zellwände.

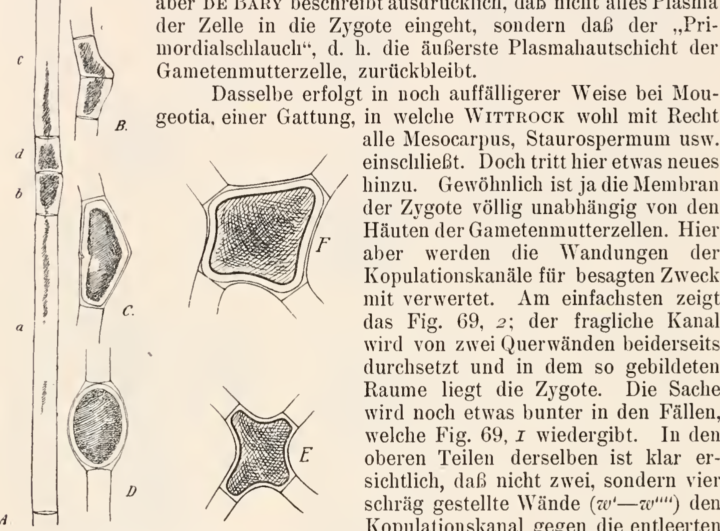


Fig. 70 n. MOEBIUS. *Temnogametum Uleanum.* *A* Fadenstück mit zwei kopulierenden Zellen. *B*, *C* Verschmelzung der Gameten. *D* Zygote. *E*, *F* Vereinigung verschiedener Fäden zur Zygote. *b* fertiler Teil von *a*, *d* dasselbe von *c*.

Bemerkt sei noch, daß die Zygote später eine einheitliche Membran innerhalb des Hohlraumes bildet, der auf so eigenartige Weise entstand.

WESTS Temnogametum ist wohl ähnlich, es werden aus den Gliederzellen eines Fadenpaares durch normale Zellteilung kleinere Stücke herausgeschnitten (vgl. Sirogonium), die dann kopulieren (Fig. 70). MOEBIUS schildert aber auch, wie bei T. Uleanum im nämlichen Faden (Fig. 70) die kurzen Gametenzellen durch einfache Auflösung der Trennungswand miteinander verschmelzen.

Die geschilderten Vorgänge sind nicht so schwer verständlich, wenn man bedenkt, daß schon bei Zygnema, Spirogyra usw. nicht der gesamte Inhalt der Gametenmutterzellen in die Zygote eintritt. Es herrscht Über-

einstimmung darüber, daß ein großer Teil der Vakuolenflüssigkeit vor der Kopulation ausgeschieden wird, sonst hätte ja die Zygote in der einen Zelle gar nicht Platz. Bei den Mesocarpeen wird aber außerdem noch die äußere Hautschicht der Gametenmutterzelle mit etwas „Körnerplasma" ausgeschaltet und sie schließt doch wohl die entleerte Vakuolenflüssigkeit zunächst noch ein. Das kann an sich wenig frappieren, werden doch auch bei anderen Algen die Gameten häufig genug aus der mittleren Plasmamasse unter Ausschaltung äußerer oder innerer Hautschichten und unter Beseitigung von Vakuolen herausmodelliert. Ich erinnere nur an Bryopsis, Acetabularia, Hydrodictyon u. a.

Aber auch von einer anderen Seite her kann man die Dinge verstehen, wenn man nämlich GERASSIMOFFS oben besprochene Resultate berücksichtigt. Ungleichartige Teilungen der Zellen, wie sie dort künstlich erzeugt wurden, können natürlich sehr wohl bei bestimmten normalen Prozessen auftreten.

Nach der Kopulation zerfallen die Fäden der Mougeotien, die Zygoten tragen aber die halb entleerten Zellen noch weiter mit sich. Deshalb haben ältere Autoren, und neuerdings WILLE, von Sporenfrüchten geredet, und DE BARY, dem auch WITTROCK im wesentlichen folgt, stellt sich die Sache so vor, als ob die Zygoten sich gleichsam verjüngt hätten. Für ihn ist nämlich die ganze **H**-Zelle eine Zygote, und aus dieser wird erst durch die geschilderte Teilung eine „Ruhespore" herausgebildet.

Mir scheint diese Auffassung etwas künstlich, ich glaube, man kommt über alle Schwierigkeiten hinweg, wenn man den Begriff Gameten auf die membranfreien Plasmamassen beschränkt, welche sich wirklich vereinigen, dann verstehen sich leere Häute und Plasmareste in den Mutterzellen ganz von selbst.

Das Vorgetragene setzt voraus, daß die halbleeren Zellen der Mesocarpeen keine Zellkerne enthalten, und tatsächlich erwähnt kein Autor, den ich kenne, etwas von deren Anwesenheit an fraglicher Stelle. Freilich ist man den Dingen mit modernen Hilfsmitteln kaum nahe getreten. Sollten diese noch Zellkerne aufzeigen, was nicht ganz unmöglich ist, so möchte ich immer noch nicht von einer Sporenfrucht bei Mougeotia reden, sondern dann würde man einen von den vielen Fällen vor sich haben, in welchen zwecks Bildung der Sexualzellen ungleiche Teilung einsetzt — ich erinnere nur an KLEBAHNS Angaben über Oedogonium u. a. — Auf Grund solcher Befunde müßte dann Mougeotia an Sirogonium heranrücken.

Stimmt man meinen obigen Darlegungen zu, so wird man kaum geneigt sein, die Zygnemaceen in Unterabteilungen zu zerlegen, will man es aber doch tun, so kann man die Zygnemaceen mit Debarya, Spirogyra, Zygnema, Sirogonium den Mesocarpeen mit Zygogonium, Mougeotia und Temnogametum gegenüberstellen, etwa in der Weise, wie das auf S. 87 geschah.

Wie ersichtlich, lege ich den Hauptwert auf den Kopulationsmodus der Gameten; die Frage nach den Chromatophoren, welche PALLA voranschiebt, stelle ich in den Hintergrund. Alle Abweichungen von den Gruppierungen, welche DE BARY, WITTROCK, WILLE, WEST u. a. vornahmen, hier zu diskutieren, halte ich für unausführbar. Vieles ist doch gar zu sehr Meinungssache.

Die Vorgänge im Innern der Gameten und in deren Mutterzellen bedürfen auf Grund der Angaben von KLEBS, CHMIELEVSKY, OVERTON, KLEBAHN, KARSTEN, TRÖNDLE, KURSSANOW u. a. noch einiger Erwähnung.

KLEBS zeigte, daß nach Entstehung der Fortsätze in den kopulierenden Zellen der Turgor herabgesetzt wird, sie kontrahieren sich durch 4—6%ige Zuckerlösung, während die vegetativen Zellen 10% der gleichen Substanz

verlangen. Der Turgorverminderung folgt die Kontraktion der Gameten, und schon hier dürfte eine gegenseitige Beeinflussung der zur Kopulation bestimmten Plasmamassen (auf chemischem Wege?) vorhanden sein, denn die Abrundung beider Zellen erfolgt nur, wenn beide gesund sind, ist eine von ihnen alteriert oder getötet, so erscheint die Abrundung der anderen gestört. Die Annäherung der Gameten soll nach OVERTON u. a. eine passive sein; Gallertsubstanzen würden die Gameten in die andere Zelle hinüberschieben. Doch kann sehr wohl, wie KLEBS bemerkt, die Wanderung aktiv erfolgen.

CHMIELEVSKY war der erste, welcher den Nachweis erbrachte, daß in den Zygoten nicht alle Chlorophyllkörper erhalten bleiben, es gehen vielmehr bei Spirogyra die aus den männlichen Zellen eingeführten Bänder zugrunde (Fig. 71, *5, 6*). TRÖNDLE u. a. konnten diese Beobachtung bestätigen und damit sind OVERTONS abweichende Angaben wohl erledigt. Reste der männlichen Bänder bleiben freilich noch lange erhalten, man sieht sie noch in den jungen Keimpflanzen (Fig. 71, *7*).

TRÖNDLE hat aus diesen Befunden geschlossen, daß gesetzmäßig eine Reduktion der Chromatophorenmasse einsetze analog der Reduktion der Chromosomenzahl. Die dargelegte Lahmlegung der Chromatophoren in den männlichen Zellen würde TRÖNDLES Auffassung bestätigen, aber wir haben auch zahlreiche Fälle, z. B. bei den Ectocarpeen, in welchen von einer Zerstörung der Chromatophoren in der Zygote nicht das Geringste beobachtet wurde. Dort scheint wenigstens einer der Chromatophoren der einen, der andere der anderen Zelle, welche aus der Zygote hervorgeht, zugewiesen zu werden und somit kann das obige Gesetz auf allgemeine Gültigkeit kaum Anspruch erheben.

Die Verschmelzung der Sexualkerne, die nach HABERLANDT schon sehr zeitig in die Kopulationskanäle einwandern, wird von vielen Forschern, besonders von MOTTIER, TRÖNDLE, KARSTEN, KURSSANOW so angegeben, wie man das nach sonstigen Erfahrungen erwarten müßte, nur ist die Vereinigung nicht selten auf Wochen hinaus verschoben. Kurz vor der Verschmelzung der Kerne sah TRÖNDLE in jedem derselben eine Synapsis auftreten, also an einer ganz ungewohnten Stelle. Zeigt sie sich doch sonst bei der ersten Teilung des Zygotenkerns.

NATHANSOHN hat die Kopulation von Zellen beobachtet, deren Kerne „amitotisch" durch mehrere Generationen geteilt waren. Die Zygoten waren normal. Das wäre besonders leicht verständlich, wenn VAN WISSELINGH Recht hat, wonach jene Teilungen nur modifizierte Mitosen waren.

GERASSIMOFF sah auch seine zweikernigen Zellen kopulieren und normale Zygoten bilden. Es ist wohl anzunehmen, daß die vier Kerne miteinander verschmelzen, jedenfalls enthalten die Keimlinge in jeder Zelle nur einen Kern. GERASSIMOFF glaubt ferner, daß gewisse mit der Zweikernigkeit verbundene Eigenschaften der Gameten, z. B. deren größerer Durchmesser usw., in den Tochterpflänzchen wiederkehrten. Manche seiner Beobachtungen sprechen dafür, doch liegt kein unumstößlicher Beweis vor.

Fast selbstverständlich ist, daß in den Zygoten auch mancherlei Umlagerungen von Reservesubstanzen erfolgen. Im allgemeinen finden wir in jungen Zygoten noch sehr reichlich Stärke, später aber wird dieselbe in Öl umgewandelt und gleichzeitig, eventuell schon vorher, verblaßt die Färbung der Chromatophoren, deren Umrisse auch nicht immer deutlich bleiben.

Die reifen Zygoten der Zygnemaceen besitzen nach den Beobachtungen von AL. BRAUN, PRINGSHEIM, DE BARY, TRÖNDLE u. a. eine dreischichtige

Haut. Die Außenhaut (Exospor) ist aus reiner Zellulose aufgebaut, hat jedoch an der Oberfläche eine dünne in Schwefelsäure unlösliche Lamelle, oder aber eine weichschleimige Lage von mäßiger Dicke. Auch in zeitlicher Entwicklung folgt nach ihnen die Mittelhaut (Mesospor), welche meist mehr oder weniger derb und fest ist und außerdem mehr oder weniger intensiv braun gefärbt erscheint; sie kann noch in zwei Lamellen zerfallen, zudem weist sie gelegentlich Tüpfel, Leisten usw. auf und ist bei Debarya glyptosperma Wittr. gar zweischalig-symmetrisch. Sie hat eine Zellulosegrundlage, in diese ist aber eine bislang unbekannte Substanz eingelagert und zwar so reichlich, daß die übliche Zellulosereaktion nicht zustande

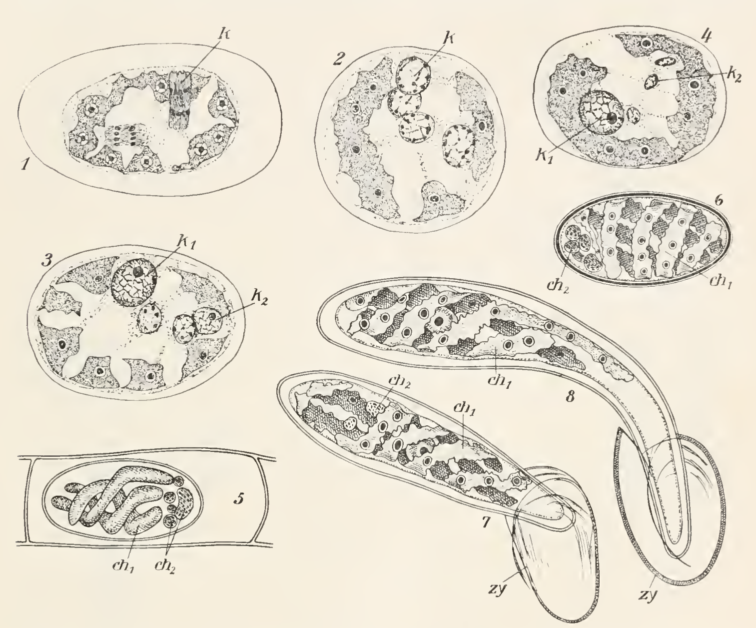


Fig. 71 n. Tröndle. *1* Mitosen in der Zygote von *Spirogyra calospora*. *2—4* Kerne in den Zygoten von *Spirogyra longata*. *5—8 Spirogyra neglecta*. *5* u. *6* Reduktion der männlichen Chromatophoren. *7* u. *8* Keimung. *k* Kerne, k_1 normale, k_2 reduzierte Kerne, ch_1 normale, ch_2 reduzierte Chromatophoren, *zy* Zygotenhaut.

kommt. Zuletzt wird dann noch die Innenhaut gebildet, welche wiederum aus Zellulose besteht und meistens sehr zart ist. Sie dürfte bei der Keimung die Membran für den Keimling abgeben.

In der Regel während oder kurz nach der Ausbildung der Sporenhäute, bisweilen aber erheblich später, d. h. kurz vor Beginn der Keimung, macht der Zygotenkern äußerst wichtige Veränderungen durch, welche Chmielevsky bereits beobachtete, ohne sie freilich richtig zu deuten. Tröndle fand sie bei seiner ersten Untersuchung nicht, Karsten gab dann das Wesentlichste. Tröndle und Kurssanow bestätigten und erweiterten seine Angaben gleichzeitig; der eine an Spirogyra, der andere an Zygnema.

Der Kern wird nämlich durch zwei aufeinanderfolgende Teilungsschnitte in vier gleichgroße Tochterkerne zerlegt. Bei der ersten Mitose steht die Kernspindel nach KURSSANOW annähernd senkrecht zur Längsachse der Zygote, bei der zweiten orientieren sich die Spindelachsen ungefähr senkrecht zueinander (Fig. 71, *1*). TRÖNDLE freilich findet allerlei Abweichungen von dieser Regel. Bei Zygnema gehen die Chromosomen aus dem Kerngerüst (KURSSANOW) hervor, während der Nucleolus nicht mit verwendet wird, bei Spirogyra aber sahen die Beobachter die wesentliche Mitbeteiligung des Nucleolus — besser Zentralkörpers — so wie es oben erwähnt wurde.

Der erste Teilungsschnitt bedeutet bei Zygnema- und bei Spirogyra-Arten eine Reduktionsteilung, die beiden durch ihn entstehenden Kerne sind also bereits wieder haploid; bei anderen Spirogyren aber fand TRÖNDLE den Reduktionsvorgang auf den zweiten Teilungsschnitt verlegt; hier wären also die beiden ersten Kerne noch diploid wie der Zygotenkern selber. TRÖNDLE fand Übergänge von dem einen Entwicklungsmodus zum anderen, und so erscheint die Sache nicht so überraschend.

Die vier Kerne der Zygote bleiben nicht alle erhalten, vielmehr gehen deren drei (Fig. 71, *3*, *4*) zugrunde, sie werden offenbar im Plasma aufgelöst, nur der überlebende geht in den Keimling ein und von ihm leiten sich dann alle Kerne eines Fadens her. Somit ist, genau wie bei den Mesotaeniaceen, allein die Zygote diploid, alle Fäden aber haploid.

Fig. 72 n. DE BARY. *1*, *2* Keimlinge von *Sirogonium stictinum* Ktz. *3* Dsgl. von *Craterospermum laetevirens* Al. Br.

Umwandlung des Öles in Stärke, deutlicheres Hervortreten der Chromatophoren sind die ersten Zeichen beginnender Keimung in den Zygoten der Zygnemaceen. Dann wird bei Spirogyra, Sirogonium u. a. die derbe Sporenmembran an einem Ende spaltenähnlich aufgerissen (Fig. 72, *1*, *2*) und der von der Innenhaut der Zygote umgebene Keimling tritt heraus, um sich bald in zwei Zellen zu teilen. Die eine von ihnen zerfällt normal weiter und bildet somit den eigentlichen Faden, die andere dagegen verlängert sich nur wenig und erscheint inhaltsarm. Sie stellt das primitive Rhizoid dar, welches noch ziemlich lange (Fig. 72, *1*, *2*) in der Zygotenmembran stecken bleibt.

Craterospermum öffnet seine Zygoten mit einem Deckel (Fig. 72, *3*), außerdem hat es eine besondere von DE BARY und BERTHOLD beschriebene Keimungsgeschichte. Die Keimfäden dieser Alge erreichen eine ziemlich erhebliche Länge ehe sie Querwände bilden. Sie enthalten in solchen Stadien

vier Chromatophoren und vier Kerne, welche den ersteren anliegen. Nun treten vier Querwände derart auf, daß die Chromatophoren in der Mitte (Fig. 72, *3*) zerschnitten werden, und es resultieren zwei Endzellen mit je einer, drei Mittelzellen mit je zwei Chlorophyllplatten. Da mit den Chromatophoren auch die Kerne geteilt werden, sind die mittleren Zellen doppelkernig. Letztere teilen sich unter erneuter Zweiteilung der beiden Chlorophyllkörper und Kerne derart, daß zwei einkernige und eine zweikernige Zelle resultiert. Sonach muß die Anzahl der Doppelkernzellen konstant bleiben, mag auch die Menge der übrigen Zellen sich ungemessen vermehren. Aus BERTHOLDS Angaben geht nicht hervor, ob die Außenwelt einen Einfluß auf diesen Teilungsmodus bei Craterospermum hat.

Andere kleine Abweichungen in der Keimung bespreche ich nicht und erwähne nur noch, daß die physiologische Rolle der Rhizoiden in unserer Gruppe, wenige Formen ausgenommen, eine ganz unbedeutende ist. Dagegen können diese Organe als gemeinsames, charakteristisches Merkmal zur Kennzeichnung der Zygnemaceen wohl Verwendung finden.

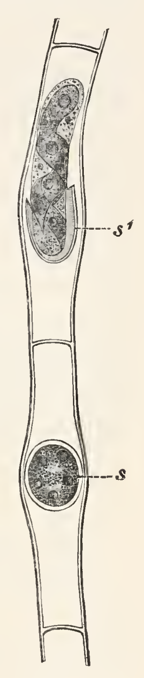


Fig. 74 n. KLEBS. *Spirogyra mirabilis.* *s* Spore, *s*[1] Spore keimend.

KLEBS hat die Bedingungen der Kopulation näher studiert und findet hier, wie in so manchen anderen Fällen, daß fließendes Wasser oder Nährsalze den Sexualakt hemmen, indem sie das vegetative Wachstum fördern, daß aber stehendes Wasser und helle Sonne, z. B. bei Spirogyra varians, schon nach wenigen Tagen Kopulation induzieren. FABER sah ähnliches. Das Licht wirkt wohl doppelt, einmal direkt und spezifisch, außerdem vorbereitend durch Bildung von Nährmaterial (s. den Allgem. Teil).

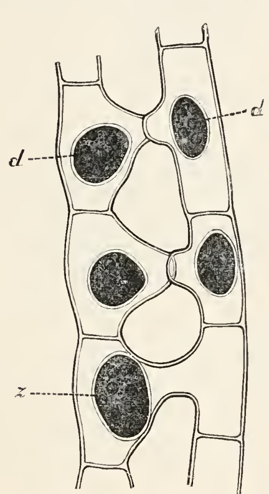


Fig. 73 n. KLEBS. *Spirogyra varians.* Zygoten (*z*) und Parthenosporen (*p*) bildend.

KLEBS konnte Parthenogenesis herbeiführen, wenn er die Spirogyren im richtigen Moment in 6 %ige Zucker- oder 1 %ige Nährlösung überführte. Dann entstanden (Fig. 73) neben einigen normalen Zygoten (*z*) durch einfache Kontraktion des Inhaltes von Gametenmutterzellen mit derber Membran umgebene Parthenosporen (*p*), welche zwar etwas empfindlicher sind als die Zygoten, aber doch im übrigen wie diese keimen. Der richtige Moment zur Ausführung des Experimentes ist gegeben, wenn die bereits durch Fortsätze vereinigten Zellen beginnen, ihren Turgor herabzusetzen und sich zu kontrahieren, meist ehe noch die trennende Wand aufgelöst wurde. KLEBS glaubt, daß um diese Zeit erst der eigentliche Geschlechtszustand eintrete und zwar durch gegenseitige Beeinflussung der Gameten lange vor deren stofflicher Vereinigung. Ähnlich äußert sich FABER für Sp. Tjibodensis, an welcher er auch Parthenogenesis hervorrufen konnte.

Parthenosporen treten auch in der Natur nicht selten auf und werden in der Literatur vielfach aufgeführt. Ich verweise u. a. auf WITTROCK, GAY, WEST, ZUKAL, CHODAT, ROSENVINGE u. a. Der letzgenannte Autor z. B. fand bei Spirogyra groenlandica fast genau dasselbe, was KLEBS bei Sp. varians künstlich hervorgerufen hatte. Im übrigen sind solche Erscheinungen nicht auf die Gattung Spirogyra beschränkt, sie kehren bei allen Zygnemaceen gelegentlich wieder (vgl. Fig. 69, 70).

Von den obengenannten Fällen der Parthenogenesis sind andere zunächst scharf zu trennen, für welche die altbekannte Spirogyra mirabilis Hass. (Fig. 74) und WITTROCKS Gattung Gonatonema neben anderen Zygnemaceen den Typus abgeben. In allen diesen Fällen kopulieren die in Frage kommenden Fäden nicht mit anderen, auch tritt keine seitliche Verbindung zweier benachbarter Fadenzellen ein, sondern, wie DE BARY zuerst zeigte, ballt sich der plasmatische Inhalt ohne weiteres unter Ausstoßung von Flüssigkeit zusammen und umgibt sich mit einer derben Membran (Fig. 74). Die so gebildete Azygospore ist, wie LAGERHEIM und KLEBS zeigten, keimungsfähig wie jede Zygospore.

Kopulationsfortsätze sind auch nicht andeutungsweise vorhanden und deshalb bleibt es unsicher, wie man unseren Fall aufzufassen habe. KLEBS glaubt, das Verhalten der Spirogyra mirabilis sei ein primitives, von Vorgängen dieser Art sei die Kopulation der übrigen Zygnemeen erst herzuleiten. Allein, ich kann mich kaum dazu entschließen, die Spirogyren als niederste Conjugaten anzusprechen, glaube vielmehr, daß es sich hier, wie bei den oben erwähnten Mesotaenien, um einen Fall von Apogamie handle.

BENNET hat die Frage diskutiert, ob bei den Spirogyren usw. überhaupt ein Sexualakt vorliege, er hat das bezweifelt, weil Schwesterzellen miteinander seitlich verschmelzen. Die Bedenken werden besonders durch TRÖNDLES oben skizzierte Erwägungen wohl gegenstandslos, außerdem wäre an kleistogame Blüten zu erinnern.

Über Bastardierungen wird im 3. Band einiges berichtet.

3. Desmidiaceae.

Wohl in Zusammenhang mit ihrer meist isolierten Lebensweise hat sich die Einzelzelle der Desmidiaceen in der mannigfachsten Weise ausgestaltet. Die bunte Fülle der Formen bildet ein Seitenstück zu den Diatomeen und mit diesen besteht ein Parallelismus auch insofern, als die Systematik sich früh auch dieser zierlichen Gestalten bemächtigte. Die Resultate solcher Forschungen sind niedergelegt in den Werken von RALFS, WEST, CURSSHMANN, MIGULA, DUCELLIER, BORGE, WILLE und in zahlreichen anderen, die nicht aufgezählt zu werden brauchen, weil NORDSTEDT alles zusammengestellt hat. So leicht sich vielfach die Gattungen unterscheiden, so schwierig wird oft eine Erkennung der Spezies, denn innerhalb dieser sind die Variationen nicht selten recht große. Darüber haben besonders KLEBS und BORGE berichtet, auch COMÈRE, STANGE u. a.

Ein Überblick über die wichtigsten Gattungen läßt sich gewinnen, wenn man von Penium ausgeht. Die einfachsten Arten dieser Gattung (P. cylindrus u. a.) erinnern lebhaft an die Mesotaenien, sie bilden einfache, kurze Stäbchen. Daran schließt sich Closterium (Fig. 79) mit hornförmig gekrümmten Einzelzellen, nach einer anderen Richtung schließt sich an: Pleurotaenium mit stabförmigen Zellen, welche in der Mitte eine schwache, aber doch sehr deutliche Einschnürung aufweisen (Fig. 75, *1*, *2*).

Nun folgen Cosmarium, Xanthidium u. a. Durch eine außerordentlich starke Einschnürung in der Zellmitte (Fig. 80) resultiert hier ein besonders eigenartiges Bild, das noch durch die Abflachung der Zelle gesteigert wird. Danach kann man (Fig. 84) drei ganz verschiedene Bilder einer solchen Zelle erhalten, je nachdem man dieselbe von der Fläche (*1*), von der Kante (*3*) oder von der Frontseite (*2*) betrachtet.

Noch stärker abgeflacht als Cosmarium ist Euastrum, das besonders durch starke Einschnitte in die Ränder seiner Zellhälften auffällt (Fig. 75, *3*).

Im Gegensatz zu diesen beiden Gattungen ist das ebenfalls eingeschnürte Staurastrum (Fig. 75, *4*), von der Frontseite betrachtet, sternförmig] (Fig. 75, *5*).

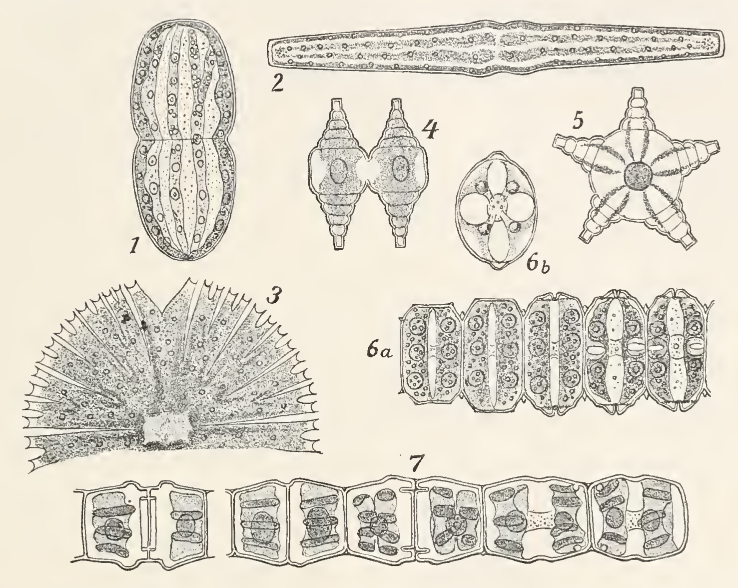


Fig. 75 n. de Bary u. Nägeli. *1 Pleurotaenium turgidum. 2 Pleurotaenium Trabecula. 3 Micrasterias Rota* Ehrbg. *4, 5 Staurastrum (Phycastrum) crenulatum. 6 Desmidium Grevillei* de By. *7 Bambusina Brébissonii* de By.

Natürlich ist damit die Mannigfaltigkeit der Zellformen bei den Desmidiaceen noch nicht erschöpft, das Gesagte wird aber zur Orientierung ausreichen.

Erwähnung verdienen noch jene Gattungen, bei welchen die Zellen zu vielen miteinander vereinigt sind. Das kann in der Form von Fäden geschehen, und wenn dann die Einzelzellen an Penien oder Pleurotaenien erinnern, so resultieren Formen wie Hyalotheca, Gymnozyga, Bambusina (Fig. 75, *7*) u. a., wenn sie aber die Umrisse von Cosmarien, Staurastren usw. aufweisen, dann hat man z. B. die Gattung Sphaerozyga (Onychonema) (Fig. 76, *1*) oder Desmidium (Fig. 75, *6*) u. a. m. vor sich.

Es braucht aber keine Fadenvereinigung stattzufinden, so sehen wir z. B. Cosmarium-ähnliche Zellen bei Cosmocladium (Fig. 76, *2*) zu gerundeten

Massen kombiniert und bei Oocardium stratum (Fig. 77), das erst SENN als Desmidiacee rekognoszierte, handelt es sich um verkalkte Polster oder Krusten, die als ziemlich harte Gebilde in kalkhaltigen Wässern vorkommen. Sie setzen sich zusammen aus zahlreichen dichotom verzweigten

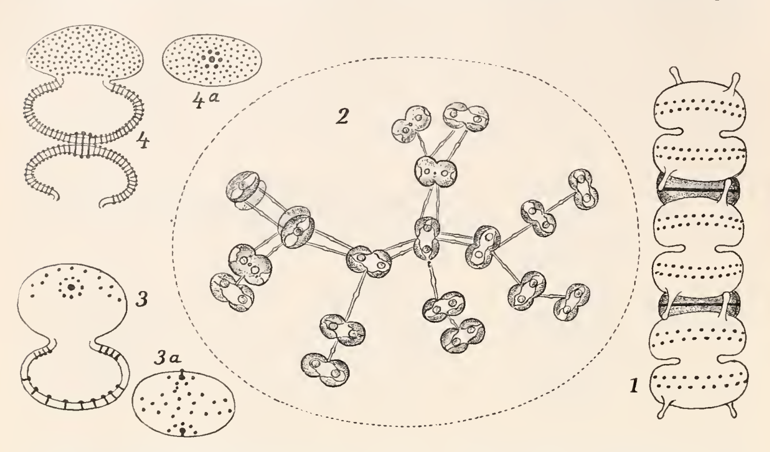


Fig. 76. *1 Onychonema filiforme* Roy et Biss. n. LÜTKEMÜLLER. *2 Cosmocladium saxonicum* n. SCHROEDER. *3* Porenverteilung bei demselben n. LÜTKEMÜLLER. *4* Dass. bei *Sphaerozosma spec.* n. LÜTKEMÜLLER.

Kalkröhren (Fig. 77, *kr*), weelche untereinander annähernd parallel und außerdem senkrecht zum Substrat gerichtet sind. Die Röhren sind mit Schleim erfüllt und führen (Fig. 77, *o*) am Oberende eine grüne, wiederum Cosmarium-ähnliche Zelle. Mit einer Teilung der letzteren wird auch die

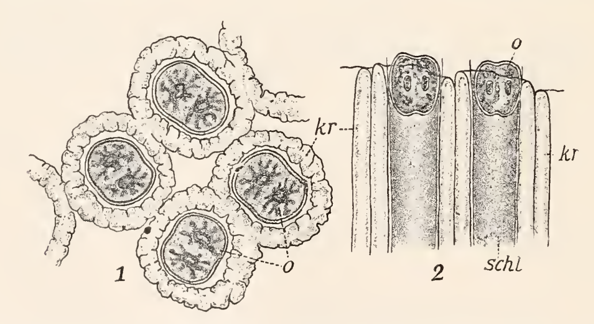


Fig. 77 n. SENN. *Oocardium stratum.* *1* Kalkröhren mit den grünen Zellen von oben gesehen. *2* Dieselben im Längsschnitt. *o* Zellen der Alge, *kr* Kalkröhren, *schl* Schleim.

Zahl der Kalkröhren vermehrt, im übrigen aber ist bislang weder durch SENN noch durch LÜTKEMÜLLER der Bildungsprozeß jener Röhren völlig klar gelegt. Hierher will BRUNNTHALER auch SCHMIDLES Radiofilum bringen, das man sonst den Ulotrichaceen zuzählte.

Die Zellwand der Desmidiaceen wird nach LÜTKEMÜLLER aus zwei Schichten oder Lamellen von wechselnder Dicke aufgebaut. Die äußere zeigt keine Zellulosereaktion und mag als Cuticularschicht bezeichnet werden, die innere hat im wesentlichen Zellulose, aber VAN WISSELINGH fand in diese eingelagert eine andere Substanz (Pectin?), die sich mit Rutheniumrot färbt. Die Verteilung ist derartig, daß auf der Innenseite der Wand Zellulose weitaus vorherrscht, während nach außen gegen die Cuticularschicht hin der andere Körper an Masse zunimmt. So müssen eventuell drei Zonen und mehr in der Haut der Desmidiaceen unterschieden werden. Durch KLEBS, LÜTKEMÜLLER u. a. weiß man, daß die äußere Wandschicht der Penium- und Closterium-Arten häufig sehr früh Eisenverbindungen aufspeichert. Solche fehlen der Innenschicht im Jugendstadium ganz, im Alter treten sie dagegen auch hier in geringen Mengen auf. Die Inkrustation ist oft so reichlich, daß man von den fraglichen Closterien Eisenskelette erhalten kann. Penium zeichnet sich dadurch aus, daß die Eisenverbindungen in Form von Stäbchen auftreten, welche einer eisenhaltigen Wandlamelle aufgesetzt sind.

Die Differenzen der Wandschichten sind aber nicht bloß chemischer Natur, LÜTKEMÜLLER wies bei vielen Formen in der Außenlamelle zarte Streifen (Stäbchen) nach, welche nur diese quer durchsetzen (Fig. 78, *3*). Auch das Verhalten der Poren (s. unten) kann in beiden Wandlamellen verschieden sein. VAN WISSELINGH gibt weitere Daten.

Die Desmidiaceenwandung ist in den seltensten Fällen so glatt wie bei den Zygnemaceen. Es treten vielmehr Buckel, Warzen, Stacheln, Streifen usw. ungemein häufig auf, und fast könnte man behaupten, es gäbe keine Art ohne solche Skulpturen. Die großen Stacheln und Fortsätze geben sich meistens in der Jugend als Ausstülpungen der Membran zu erkennen, in welche von innen her Plasma eintritt. Das kann nach HAUPTFLEISCH auch im Alter so bleiben, doch findet in manchen Fällen eine nachträgliche Ausfüllung mit Zellulosemasse statt; das ergibt sich sicher aus den von LÜTKEMÜLLER angestellten Reaktionen.

Kleinere Warzen usw. sind einfache Membranverdickungen und die Längsstreifen, welche bei Closterium z. B. so häufig sind, stellen sich dar als kleine Leisten mit zwischenliegenden Furchen, an deren Aufbau sich nach LÜTKEMÜLLER Innen- und Außenlamellen beteiligen.

Obwohl schon früher gelegentlich wahrgenommen, sind doch erst durch HAUPTFLEISCH Poren in den Zellwänden der Desmidiaceen im weiteren Umfange bekannt geworden. LÜTKEMÜLLER wie SCHROEDER haben dann die Angaben des ersten Autors teils bestätigt, teils erweitert.

Bei einer immer größeren Zahl von Desmidiaceen sind diese Organe beobachtet, und man wäre geneigt anzunehmen, daß sie auch dort existieren, wo man bislang vergebens suchte, wenn es der letztgenannten Fälle nicht eine immerhin nennenwerte Zahl in nicht wenigen Gattungen (Penium u. a.) gäbe.

Die Poren fehlen wohl immer in den Querbinden (s. unten), im übrigen sind sie bei Arten von Micrasterias (Fig. 78, *7*), Penium usw. völlig gleichmäßig über die ganze Zellwand verteilt. Das wird etwas anders bei Cosmarium Botrytis usw. Hier stehen immer vier Poren um die zahlreichen Hautwarzen; letztere selbst sind nicht perforiert, und es gilt allgemein als Regel, daß Fortsätze, Stacheln usw. von den Durchbohrungen frei bleiben. Das läßt sich, wenn man will, auch auf die Closterien anwenden. Die Öffnungen liegen in den Tälchen zwischen den Striemen; sie sind danach in Längsreihen angeordnet.

Bei Closterium tritt nun schon eine Erscheinung hervor, die auch sonst nicht selten ist: die Poren sind an den Spitzen der Zellen größer als an den übrigen Stellen. Fig. 78, *6* zeigt das insofern, als nur diese großen Öffnungen sichtbar sind, und Fig. 76, *4* (Sphaerozosma) demonstriert Vergrößerung und spezifische Anordnung der fraglichen Organe an einer anderen Gattung, die dem Closterium ganz fern steht. Solche Ungleichmäßigkeit in Größe und Verteilung der Poren kann gesteigert werden, und bei Cosmocladium (Fig. 76, *3*) sehen wir z. B. ein Paar von Porenkränzen auf jeder Zellhälfte (Fläche), dazu eine Häufung von Poren an den eingeschnürten Stellen.

Ungleichmäßige Anordnung der Poren wird repetiert bei den zu Fäden vereinigten Vertretern unserer Gruppe. Bei Hyalotheca z. B. finden wir

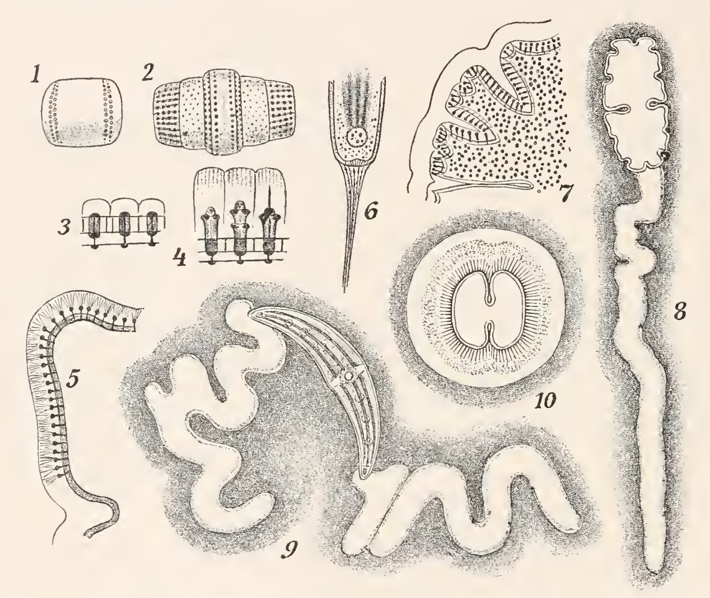


Fig. 78. Poren und Porenapparate, Schleimhülle u. Schleimfäden n. Hauptfleisch, Klebs, Schroeder u. Lütkemüller. *1 Hyalotheca mucosa. 2 Bambusina Brébissonii. 3 Cosmarium turgidum. 4 Xanthidium armatum. 5 Micrasterias. 6 Closterium. 7 Micrasterias. 8 Euastrum. 9 Closterium. 10 Cosmarium.* Die drei letzten von Tusche umgeben.

an jedem Ende der Zelle einen Doppelkranz von Öffnungen (Fig. 78, *1*), und bei Bambusina Brébissonii (Fig. 78, *2*) ist die Verteilung der Durchlässe besonders charakteristisch. Die Figur sagt wohl mehr als eine Beschreibung im einzelnen. Zu beachten ist wiederum das Fehlen der Poren an der Querbinde, die Porenringe am Mittelstück und die Differenzen in der Anordnung an den konischen Teilen der Membran. Bei anderen Gattungen kommen natürlich noch mancherlei eigenartige Porenstellungen vor, doch braucht darauf kaum eingegangen zu werden.

Erwähnung verdient aber wohl noch, daß besonders dort, wo sich größere Porengruppen, speziell an den Zellenden, vorfinden, auch die Zell-

wand eigenartig verdickt (Fig. 78, *6*) oder sonst modifiziert zu sein pflegt. Klebs, Lütkemüller u. a. berichten darüber.

Kein Zweifel besteht heute mehr, daß die Poren Organe für Schleimbildung sind. Solche kann einseitig oder allseitig erfolgen. Im letzten Falle resultieren Gallerthüllen, welche zum mindesten den größten Teil der Zelle einschließen, und solche sind bei einer großen Zahl von Desmidiaceen durch Hauptfleisch, Klebs, Lütkemüller und Schroeder nachgewiesen; ob sie überall vorhanden seien, läßt sich noch nicht übersehen.

Die Konstatierung solcher Tatsachen wird dadurch erschwert, daß die zur Hüllbildung befähigten Formen zeitweilig davon frei sind (z. B. in alten Kulturen). Wie oft eine Hülle erneuert werden könne, ist unbekannt; vermutlich kann sich der Vorgang einige Male wiederholen.

Am leichtesten sichtbar werden die Gallerthüllen, wenn man mit Schroeder die Zellen in Tusche oder Sepia, welche mit Wasser aufgeschwemmt wurde, einführt. Da zeigt sich dann, daß die Gallerte in gewissen Fällen (Arthrodesmus usw.) strukturlos ist, während sie in der Regel aus zwei (Fig. 78, *5, 7*) oder gar aus drei annähernd parallel laufenden Lagen aufgebaut erscheint (Fig. 78, *10*). Die äußere Schleimschicht läßt meistens von Struktur nichts erkennen, auch die Mittelschicht pflegt, falls sie überhaupt vorhanden, nichts besonderes zu bieten; die Innenschicht dagegen hat die bekannte Stäbchenstruktur (Fig. 78, *7, 10*); es handelt sich aber bei diesen der Wand senkrecht aufgesetzten „Stäbchen“ um Gallertprismen (Fig. 78, *3, 4*), welche so dicht gestellt sind, daß sie sich durch seitlichen Druck polygonal abplatten.

Wie sich der Übergang von der Prismenschicht zu den peripheren Schleimlagen vollziehe, vermag ich aus den Angaben der Autoren nicht genügend zu erkennen, dagegen ist aus allen Berichten leicht zu erfahren, daß je ein Gallertprisma einem Porus entspricht, und daraus folgt wohl, daß die Poren den Schleim liefern.

Die Forscher sind darüber einig, daß die Poren offene Kanäle in der Zellwand sind; während aber Hauptfleisch Plasma durch dieselben nach außen hervortreten läßt, verneinen dies Lütkemüller und Schroeder, wie mir scheint, mit Recht, und sprechen von einer Ausfüllung durch Gallerte.

Letztere ist durch Fuchsin und ähnliche Mittel gut sichtbar zu machen, und mit Hilfe solcher Agentien bemerkt man dann auch, daß die Porenapparate nicht so ganz einfach gebaut sind. Wie weit freilich Färbungen an solchen empfindlichen Objekten die wahre Struktur widerspiegeln, ist vor der Hand kaum zu entscheiden.

Die Fäden, welche die Porenkanäle durchsetzen, endigen auf der Innenseite der Zellwand mit einem Knoten (Fig. 78, *3*), und dasselbe kann auch auf der Außenseite zutreffen (Fig. 78, *3*); bunter aber wird die Sache dadurch, daß sich häufig die Porenorgane in der Innenschicht der Zellwandung anders verhalten als in der Außenschicht. In letzterer wird nämlich der Porenkanal, resp. der diesen ausfüllende Gallertfaden von einem Mantel umhüllt, wie das aus Fig. 78, *3*) ersichtlich ist. In diesem Falle tritt die Gallerte, wie wir das schon erwähnten, nur in Form einer Kappe über die Außenseite der Membran vor, in anderen Fällen aber (Fig. 78, *4*) löst sie sich in allerlei Figuren auf, die Lütkemüller wohl unnötig als Endnelken bezeichnet. Ob das dieselben Gebilde sind, welche Schroeder als strahlige Körper zeichnet (Fig. 78, *5*), lasse ich dahingestellt. Die recht schwierige Sache muß wohl noch weiter geprüft werden, und es muß sich dann zeigen,

ob etwa die skizzierten Strukturen das Aufquellen der aus den Poren vortretenden Gallerte zum Ausdruck bringen, wie das SCHROEDER vermutet

Wir wenden uns zu den einseitigen resp. lokalisierten Gallertausscheidungen. Auch sie gehen wohl stets aus Poren hervor und werden besonders dort entwickelt, wo an den Zellenden usw. größere Organe dieser Art solchen Prozeß erleichtern.

Die hier zu besprechenden Schleimmassen dienen einerseits der Verkettung von Zellen zu Verbänden, andererseits der Bewegung isoliert lebender Arten.

Tritt die Gallerte als Kittsubstanz auf, so ist sie dort meist nur in Spuren gegeben, wo in den Fäden die Frontwände glatt aufeinander stoßen, wie bei Hyalotheca, Bambusina u. a. (Fig. 75), reichlicher ist sie schon sichtbar, wo die Frontwände Fortsätze aufweisen, wie z. B. bei Desmidium-Arten. An den Nachbarzellen korrespondieren diese miteinander und werden dann durch Gallerte verkittet. Noch schärfer tritt die Verbindungsgallerte bei Sphaerozosma hervor, hier bildet sie geradezu Bänder (Fig. 76, *1*); bei Cosmocladium endlich (Fig. 76, *2*) wird sie aus den in der Einkerbung der Zellen liegenden Poren fädig hervorgesponnen. Ähnliches wiederholt sich in anderen Fällen.

Die Bewegungsgallerte, wie sie kurz genannt sein möge, tritt, das fand bereits KLEBS, ebenfalls aus den Endporen hervor und wird bei Cosmarium, Penium, Closterium usw. oft in recht kurzer Zeit abgeschieden. Die durch SCHROEDER in Fig. 78, *8, 9* mittelst Tusche sichtbar gemachten Fäden sind das Resultat nur einstündiger Arbeit seitens der Zellen. Der Materialverbrauch für diesen Zweck ist scheinbar ein sehr großer, doch weist SCHROEDER darauf hin, daß die Zellen nur relativ wenig Gallerte in gleichsam konzentriertem Zustande sezernieren, daß diese aber fast unbegrenzt quellungsfähig ist.

Mit solchen Schleimbildungen hängt nun die Bewegung der Desmidiaceen von Ort zu Ort aufs engste zusammen. Es handelt sich bei diesem Prozeß niemals um Schwimmbewegungen frei im Wasser, etwa wie bei den begeißelten Schwärmern, vielmehr ist stets ein festes Substrat für dieselben erforderlich, und nun kann die bewegliche Zelle auf oder an der Unterlage hingleiten oder sie kann sich, gestützt auf die Gallertstiele (Fig. 78, *8*) über dieses erheben.

Gleiten und Emporsteigen sind aber meist keine einfachen Bewegungen, vielmehr führt häufig das eine Zellende pendelnde und kreisende Bewegungen aus, während das andere durch den Schleimstiel in relativ fester Lage gehalten wird. Das ist u. a. bekannt für Pleurotaenien, besonders auffallend bei Closterium-Arten.

Closterium acerosum z. B. gleitet auf festen Substraten vorwärts, indem das eine Zellende dieses annähernd berührt, während das andere um 10, 30, 50° über dasselbe erhoben ist und gleichzeitig pendelnde Bewegungen ausführt. Andere Closterien, z. B. Clost. moniliferum, schlagen Purzelbäume. Auch hier ist das eine Ende emporgehoben, während das andere relativ fest sitzt; nach einiger Zeit aber senkt sich das erstere, setzt sich seinerseits fest und nun erhebt sich das entgegengesetzte Ende vom Substrat. Dies Spiel wechselt mannigfaltig. Auf berußten Glasplatten, welche man in die Kulturen legt, kann man den Weg aufzeichnen lassen (GERHARDT).

Solche Bewegungen können auf Reize hin von der Pflanze in verschiedene Bahnen gelenkt werden. Ist auch klar, daß der Schleim das mechanische Hilfsmittel für diesen Vorgang sei, so ist nicht ganz ersichtlich, wie die Zelle dieses zur willkürlichen Steuerung verwendet.

Hauptfleisch stellte zuerst fest, Lütkemüller u. a. bestätigten es, daß die Wandung der Desmidiaceenzelle etwa so, wie diejenige der Conferven (S. 30), aus zwei Schalenhälften besteht, welche durch Behandlung mit Alkalien, Fäulnis usw. voneinander getrennt werden können. Sie werden vielfach Placodermeae genannt. Die Schalenränder sind so zugeschärft, daß der eine über den anderen übergreifen kann (Fig. 79, *1*).

Die Schalenstruktur wird besonders deutlich bei der Zellteilung. Soll diese bei Hyalotheca beginnen, so wird an der Verbindungsstelle der Schalen ein Zellulosering, zunächst von geringer Breite, angelegt, bald darauf weichen die Membranhälften auseinander (Fig. 79, *2*) und der Ring wird in die entstehende Lücke eingeschoben, um sich weiterhin zu einem langen zylindrischen Stück auszugestalten, das mit seinen Rändern beiderseits unter die alten Schalen greift (Fig. 79, *3, 4*). Schon kurz nach Herstellung des Ringes entsteht aber auch die Anlage der neuen Querwand in Gestalt einer nach innen ragenden Leiste (Fig. 79, *2*), die wie bei Spirogyra irisartig nach innen wächst und die beiden Schwesterzellen trennt. Anfangs zart (Fig. 79, *3*), wird die Wand später verdickt (Fig. 79, *4*), und endlich spaltet sie sich in zwei Lamellen, die bei Hyalotheca, welche wir als Beispiel wählten, in Zusammenhang bleiben, bei vielen anderen Arten aber auseinanderfallen.

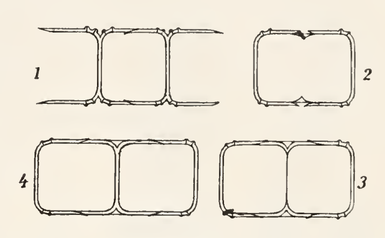


Fig. 79 n. Hauptfleisch. *Hyalotheca mucosa.* Zellteilung.

Die jungen Schalen sind anfänglich ganz glatt, erst später treten die Wandskulpturen, die Durchbohrungen usw. nach Hauptfleisch auf und dann werden auch aus den Poren Gallertprismen auf den neuen Membranstücken ausgeschieden. Die abweichende Angabe von Klebs, wonach der Schleim von der alten Zellhälfte auf die neue gleichsam herüberquelle und dort die Basis für die neue Gallerte schaffe, dürfte kaum zutreffen.

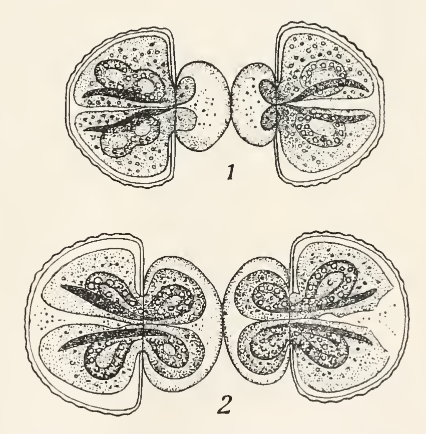


Fig. 80 n. de Bary. *Cosmarium Botrytis* Menegh. Teilungsstadien.

Der Hyalotheca ähnlich verhalten sich nicht wenige Desmidiaceen. Dort, wo bei Fadenformen, wie Desmidium usw., die Einzelzellen nur durch Vorsprünge der Frontwände in Verbindung stehen, entwickeln sich jene Fortsätze natürlich erst ziemlich spät, nachdem schon die Spaltung und Trennung in den jungen Querwänden Platz gegriffen hat. Prinzipiell kaum verschieden, äußerlich ein wenig anders, verlaufen die Dinge bei denjenigen Desmidiaceen, deren Zellen in der Mitte eingeschnürt sind, z. B. bei Cos-

marium. Die in der Einschnürung anfangs vereinigten Schalen trennen sich hier und bilden, wie bei Hyalotheca, eine Querwand, die sich aber sehr zeitig in zwei Lamellen spaltet. Die Querwand hat anfangs nur die Größe des Isthmus, sowie sie aber gespalten ist, zeigen die jungen Hälften ein rapides Flächenwachstum (Fig. 80, *1, 2*); das Ganze erweitert sich bruchsackähnlich und wird durch Plasma aus den älteren Hälften ausgefüllt. So wächst der junge Teil zur Größe des älteren heran. Die Membran, deren Entstehung wir soeben schilderten, bleibt skulpturlos, innerhalb derselben aber bildet sich eine neue, die nun ihrerseits die volle Struktur aufweist, welche jeweils den Spezies eigen ist. Sobald der Ausbau dieser vollendet ist, wird die primäre Haut abgestoßen.

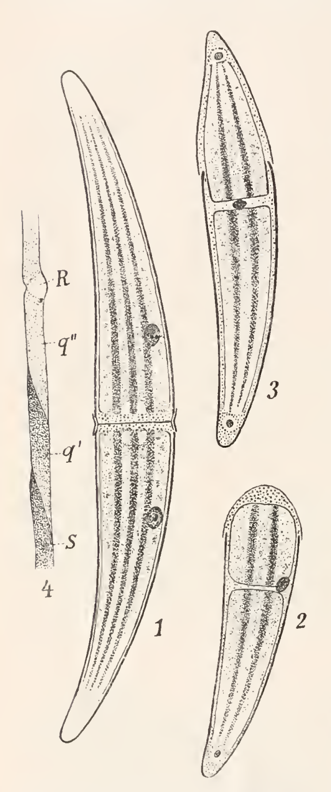


Fig. 81. *1—3 Closterium moniliferum.* Zellteilung n. ALFR. FISCHER. (Die Figuren sind nach LÜTKEMÜLLER nicht ganz genau. Die alten Schalen greifen über die jungen.) *4 Closterium turgidum* n. LÜTKEMÜLLER. Stück der Membran aus der Zellmitte, im Längsschnitt. *R* Ringfurche, *q* Querbinden, *S* Schale.

Diese Häutung der jungen Zellhälften, die schon DE BARY beschrieb, sahen verschiedene Beobachter, besonders LÜTKEMÜLLER, bei zahlreichen Gattungen vom Typus des Cosmarium, außerdem bei Penium-Arten usw.; wie weit sie verbreitet sei, ist noch nicht ganz klar. Kleine Differenzen bestehen auch unter den Autoren über die Bedeutung der ersten Membran; ich verweise auf LÜTKEMÜLLER.

Von dem bisher besprochenen Modus ein wenig abweichend erscheint die Zellteilung der Bambusina (Fig. 75, *7*), bei welcher Ringfalten wie bei Spirogyra erscheinen, und besonderer Besprechung bedürfen Wandbau und Teilung bei den Closterien, die von FISCHER, HAUPTFLEISCH und LÜTKEMÜLLER untersucht wurden. Bei zahlreichen Arten dieser Gattung bemerkten schon die alten Autoren etwa in der Zellmitte Querstreifen (Fig. 82), welche kurze, fast zylindrische Stücke der Membran, die Querbinden, begrenzen. Die Zahl der letzteren ist variabel. Um diese Gebilde zu verstehen, gehen wir mit LÜTKEMÜLLER von einer eben erst aus der Zygote ausgeschlüpften Zelle (Keimling) aus (Fig. 81, *1* u. 82, *1*). Diese hat nur einen Querstreif in der Mitte und LÜTKEMÜLLER findet, daß an jener Stelle eine schwache Einschnürung (Ringfurche) vorhanden ist, die etwa derjenigen bei Penien oder auch bei den Cosmarien entsprechen mag. Das Gebilde war bislang übersehen, es ragt nach innen in das Zellumen vor und ist auch dort farblos, wo die übrigen Membranteile durch Eisen usw. pigmentiert sind. Fig. 81, *4* zeigt die Ringfurche (*R*) an einem Schalenstück, das bereits zwei Querbinden entwickelt hat. Die Teilung der Zelle beginnt damit, daß die Schalenhälften unter Dehnung der Ringfurche auseinanderrücken. So entsteht ein Membranring und an diesen setzt dann (Fig. 81, *1*) die Querwand

an, welche sich, wie bei Hyalotheca, Cosmarium u. a., später in zwei Lamellen spaltet. Diese lösen sich sehr bald voneinander und nun findet unter raschem Wachstum der neuen Membranhälften (Fig. 81, *2*, *3*) eine Ergänzung zur normalen Zelle statt. Das ist, wie man sieht, den Vorgängen bei Cosmarium durchaus ähnlich, nur von einer Häutung ist nichts sichtbar.

Die weiteren Teilungen des als Beispiel gewählten Closterium-Keimlings sind nun ganz abweichend von dem, was wir bis jetzt im Reiche der Desmidiaceen kennen lernten, denn es findet von nun an keine Loslösung der Schalen an deren Verbindungsstelle mehr statt, vielmehr bildet sich nicht fern von der letzteren (aber ganz unabhängig von ihr) in der jüngeren Membranhälfte S_2 der Fig. 82, *2* eine neue Ringfurche und diese funktioniert genau so wie die erste ihres Namens. Infolgedessen entsteht an der mit S_2 (Fig. 82, *3*) bezeichneten jüngeren Zellhälfte eine neue, sagen wir S_3, und an S_1 (Fig. 82, *4*) bildet sich ebenfalls eine solche (S_3) heraus, aber die beiden resultierenden Zellen sind verschieden; die Zelle Fig. 82, *3* hat zunächst keine Querbinde, dagegen Fig. 82, *4* besitzt eine solche und diese entstammt der mit S_2 in Fig. 82, *2* bezeichneten Schale. Wenn jetzt weitere Zellteilungen einsetzen, so erfolgt das stets unter Bildung einer Ringfurche in der jeweils jüngeren Schale (Fig. 82, *3*, *4*, *5*) und damit ist gesagt, daß auch jedesmal eine neue Querbinde entstehe, wie das aus Fig. 82 ersichtlich ist. Wie viele von solchen sich an einer alten Schale sukzessive bilden können, ist nicht genau bekannt. Klar ist aber, daß die aus einem Keimling hervorgehenden Tochter-, Enkel- usw. Zellen puncto Querbinde alle mehr oder weniger verschieden sein müssen. Lütkemüller hat das im einzelnen auseinandergesetzt.

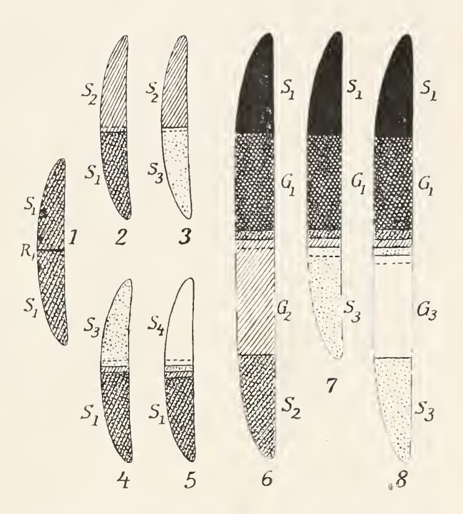


Fig. 82 n. Lütkemüller. *1—5* Teilungsschema für *Closterien* ohne Gürtelband. *6—8* dass. für Gürtelband-*Closterien*. *S* Schalen, *G* Gürtelbänder, *R* Ringfurche.

Neuere Erfahrungen scheinen mir darzutun, daß die Querbinden keiner Closterium-Art fehlen, nicht allen sind dagegen die Gürtelbänder eigen, welche Fig. 82, *6—8* schematisch wiedergibt. Bei diesen Gebilden handelt es sich um Einschiebung von annähernd zylindrischen Stücken (G) zwischen die Ringfurchen resp. Querbinden und die eigentlichen Schalen (S). Das wird wiederum am einfachsten aus den Figuren klar. In Fig. 82, *6* erkennt man die Schalen S_1 und S_2, die Gürtelbänder G_1 und G_2, die Querbinde und eine Ringfurche (punktierte Linie in dem schraffierten Gürtel). Durch Vermittelung dieser entsteht außer einer neuen Querbinde die Schale S_3 (Fig. 82, *7*). Das Ganze erscheint zunächst noch unsymmetrisch. Die Gleichmäßigkeit wird aber bald hergestellt, denn in S_3 entsteht eine neue Ringfurche, diese reißt auf und durch Streckung wird das Gürtelband G_3 herausgebildet (Fig. 82). Daß dabei auch eine Querbinde abfalle, ist aus den Figuren wohl ohne weiteres ersichtlich und so ergibt

sich, daß bei den Gürtelbandclosterien die vollständige Ausbildung einer Zellhälfte zwei Querbinden erfordert, im Gegensatz zu den gürtelbandlosen, bei welchen der gleiche Prozeß nur ein Gebilde dieser Art liefert.

Den Closterien in mancher Beziehung ähnlich verhalten sich die Penien, die Bildung von Gürtelbändern vollzieht sich aber viel unregelmäßiger. Ich muß dieserhalb auf Lütkemüller verweisen.

Den vorstehenden Angaben ist van Wisselingh entgegengetreten und hat eine erheblich abweichende Erklärung der Querbinden usw. gegeben. Er findet, daß die Ringfurche in den lebenden Zellen zwar nicht zu sehen, doch aber durch Reagentien nachzuweisen sei, weil die Membran hier in einem schmalen Ringe etwas anders zusammengesetzt erscheint. Bei Beginn der Zellteilung setzt an den Ring eine innere Leiste an und vergrößert sich diaphragmenartig nach einwärts so lange, bis die Plasmamasse der Zelle vollends durchgeschnürt ist. Die so entstandene Haut, die keine Zellulose ist, stellt die primäre Membran dar. Auf sie wird beiderseits eine dickere sekundäre Zellulosehaut aufgelagert, welche nicht bloß die primäre überdeckt, sondern den ganzen Plasmaleib der Tochterzelle überzieht. Nun spaltet sich die primäre Haut in zwei Lamellen und gleichzeitig wölben sich die an sie angrenzenden Teile der sekundären vor, etwa so wie in Fig. 85 angegeben. Damit werden die Schwestern voneinander getrennt und ergänzen dann die noch unvollständigen Hälften. Danach würden die alten Häute die jungen Zellen einseitig etwa bis zum Äquator überziehen. Wo die jüngeren Membranen aus den alten herausschauen, entsteht ein Ring, und wenn in dessen Nähe sich die Teilungen wiederholen, gibt es so viele Querbinden als Teilungen erfolgt sind.

Die Gürtelbänder entstehen nach van Wisselingh dadurch, daß die alten Schalen gesprengt werden und beiderseits auseinanderrücken, nachdem wieder im Inneren eine völlig zusammenhängende neue Membran entstand. So glaube ich die Dinge recht verstanden zu haben.

Ich habe die abweichenden Auffassungen nacheinander dargestellt, weil sich die Beobachter noch immer schroff gegenüberstehen, und weil ein abschließendes Urteil kaum zu gewinnen ist. van Wisselinghs Auffassung nähert die Zygnemeen und Desmidiaceen einander und vielleicht erscheinen auf Grund derselben die Häutungen bei Cosmarium nicht mehr so isoliert wie früher. Möglich auch, daß Gonatozygon nun leichter verstanden werden kann, denn bei dieser werden offensichtlich (Lütkemüller) die äußeren Hautschichten — unfähig mitzuwachsen — gesprengt.

Von den Inhaltskörpern der Desmidiaceen sind genau wie bei den Zygnemaceen und Mesotaeniaceen die Chlorophyllkörper das auffallendste und zierlichste Organ der Zelle. Nägeli, de Bary, Lütkemüller, Lutman und nicht wenige andere haben dies Organ studiert. Eine hübsche Übersicht verschaffte uns kürzlich N. Carter.

Das Chromatophor der Closterien ist nach Lutman aus zahlreichen sehr feinen grünen Fäden aufgebaut, also wohl ähnlich konstituiert wie die grünen Becher von Chlamydomonas, Haematococcus u. a. Die Gesamtform tritt uns ebenfalls bei Closterium am klarsten entgegen. Diese Gattung führt in jeder Zellhälfte ein Chromatophor, in der Mitte des Ganzen ist Raum für eine breite Plasmabrücke, welche auch den Kern einschließt (Fig. 83, *1*). Die Zellenden bleiben ebenfalls frei und sind weiß gefärbt. Wie bei den Mesotaenien (S. 85) besteht der Grünkörper aus einem in der Achse der Zelle verlaufenden, annähernd zylindrischen oder kegelförmig verjüngten Mittelstück, von welchem mehrere bis zahlreiche Platten ausstrahlen. Ein Querschnitt ergibt demnach das seit Nägeli bekannte Bild

der Fig. 83, *2*. Von der Seite treten die Einzelplatten als tiefgrüne Längsstreifen hervor, und zwischen diesen schimmert der übrige Teil des Chromatophors (Fig. 83) mit den Pyrenoiden hindurch. Diese liegen im Mittelstück, rücken nur selten auf die Längsleisten hinüber. Da ersteres bei den meisten Closterium-Arten (Fig. 83, *2*) schmal ist, gewährt es nur einer Reihe von Pyrenoiden Platz, wo es aber, wie bei Closterium Ehrenbergii und Verwandten, sehr breit ausfällt, werden die Pyrenoide an die Peripherie des Mittelstückes geschoben, liegen also (Fig. 83, *3*) nahe der Basis der radiären Platten, wenn auch nicht in übermäßiger Ordnung. Je nach der Ernährung kann das Mittelstück groß, können die Platten kürzer ausfallen und umgekehrt.

Staurastrum (Fig. 75, *5*) kann man trotz abweichender Form neben Closterium erwähnen. In jeder Halbzelle ein Grünkörper. Von dessen

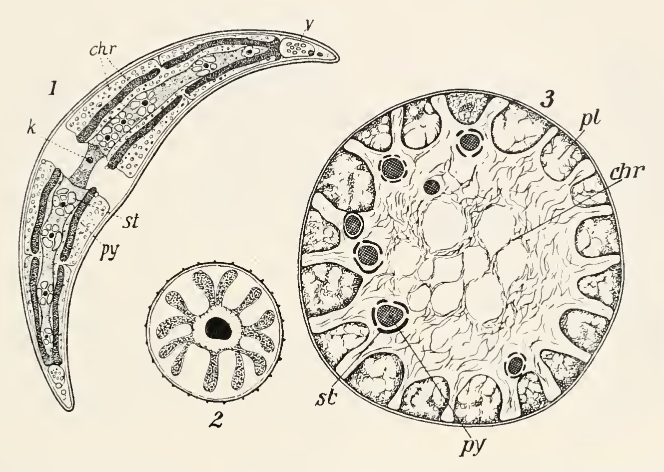


Fig. 83 n. PALLA, LUTMAN u. CARTER. *1 Closterium moliniferum*, Seitenansicht. *2 Cl. moliniferum*, Querschnitt. *3 Cl. Ehrenbergii* im Querschnitt. *k* Kern, *chr* Chromatophor, *py* Pyrenoid, *st* Stärke, *pl* Plasma, *v* Endvakuole.

Mittelstück (mit Pyrenoid) strahlen in jeden Fortsatz der Wand zwei Platten aus und daraus ergibt sich von selbst die in Fig. 75, *4* gezeichnete Seitenansicht.

Micrasterias (Fig. 75, *4*) läßt in jeder Hälfte der gewaltig abgeflachten Zellen eine mit Pyrenoiden übersäte grüne Platte erkennen, die in alle Vorsprünge und Abschnitte der Zelle auch ihrerseits Strahlen entsendet. Querschnitte zeigen aber, daß die Chlorophyllplatte nicht so einfach ist (Fig. 84, *3*). Bei Micrasterias pinnatifida streckt die grüne Masse zwei Lappen (r_1, r_2) gegen die Kante vor und schickt außerdem ein Paar von Platten (*m*) ungefähr in der Zellmitte gegen jede Wandfläche. Bei anderen Arten wird die Sache bunter.

Wir erwähnten jene Gattung, weil an sie wohl Euastrum angeschlossen werden kann. Diese Gattung weist in ihren einfachsten Arten (Eu. dubium u. a.) wiederum jeder Zellhälfte ein Chromatophor zu (Fig. 84, *1*, *2*). Von dessen Zentrum zweigen sich die Platten in der Weise ab, welche Fig. 84, *2*

wiedergiebt. Wir finden wieder zwei „Randplatten" (r_1, r_2) und zwei auf diesen senkrechte Leisten, die wir einmal Mittelplatten (m_1, m_2) nennen wollen. Von der Kante ergibt sich daraus die Fig. 84, *1*. Kompliziertere Arten leiten sich wieder von diesen einfacheren her.

Nun folgen Xanthidium, Cosmarium usw. Sie haben zwei Chromatophoren in jeder Hälfte. Solche liegen symmetrisch zur Mittellinie der abgeflachten Zellen (Fig. 84, *7*). Der Querschnitt zeigt uns je ein Pyrenoid inmitten der grünen Körper. Von ihm gehen jeweils zwei Randplatten (r_1, r_2) gegen die Kante, außerdem wird von jedem Chromatophor je eine Mittelplatte (m_1, m_2) gegen jede Fläche der Cosmariumzelle vorgetrieben. Dazu kommen dann noch Zwischenplatten, welche auch der flachen Wand zustreben (s_1, s_2). Diese Form der Grünkörper bedingt die Kanten- und die Flächenansicht. Von der Kante treten uns (Fig. 84, *6*) zwei tiefgrüne

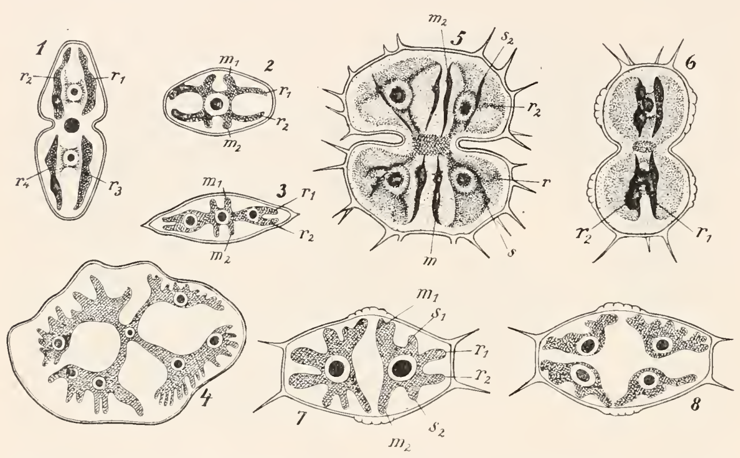


Fig. 84 n. CARTER. *1 Euastrum dubium*, Frontansicht. *2* Dass., Seitenansicht. *3 Micrasterias pinnatifida*, opt. Querschnitt. *4 Euastrum crassum*, Querschnitt. *5 Xanthidium Brébissonii*, Frontansicht. *6* Dass., Seitenansicht. *7* u. *8* Dass., opt. Querschnitt. *r* Rand-, *m* Mittel-, *s* Seitenplatten.

Linien entgegen, das sind die Randlappen (r_1, r_2), und von der Fläche zeigen sich die Mittelplatten (m) in ähnlicher Weise als scharfe Leisten, die neben der Mittellinie fast parallel verlaufen. Die Zwischenplatten kennzeichnen sich von der Fläche als schwächere Linien, die etwas wechseln, weil die Zahl der Zwischenplatten nicht konstant ist (Fig. 84, *5*).

Gewisse Euastrum-Arten, z. B. Eu. crassum und Verwandte, schwächen das Mittelstück ihres Chromatophors ganz erheblich (Fig. 84, *4*), manche bilden in ihm noch ein Pyrenoid aus, andere unterlassen das ganz. Dann aber werden die Stärkeherde in die den Zellwänden nahe liegenden Lappen bald regellos, bald gesetzmäßig verlegt. Das ist nur ein Fall, eine Richtung, in welcher sich die Abänderung der geschilderten Farbstoffträger bewegt, es kann auch ein Zerfall (Fig. 84, *8*) derart einsetzen, daß in jeder Zellhälfte vier Chromatophoren in die Erscheinung treten usw. Es gibt eine unendliche Zahl von Abweichungen bei den einzelnen Arten, sie gehen

aber doch alle auf die soeben beschriebenen Typen zurück. Ich verweise nochmals auf Carter.

Das Verhalten der Chromatophoren bei den Zellteilungen läuft im Grunde auf das hinaus, was wir bereits bei den Mesotaenien erzählt haben. Nur wenig abweichend von Alfr. Fischers älteren Angaben stellt Lutman die Sache für Closterium in folgender Weise dar: Der Beginn der Zellteilung wird dadurch angedeutet, daß in den Chlorophyllkörpern Einschnitte oder Risse bemerkt werden, die, senkrecht zur Längsachse, etwas unterhalb der Mitte eines jeden Chromatophors liegen (Fig. 85, *1*). Nachdem sie entstanden, teilt sich der Kern, die Tochterkerne rücken auseinander und begeben sich in den Querriß der Chromatophoren (Fig. 85, *2*, *3*). Gleichzeitig wird die Teilungswand vollendet, die Tochterzellen werden selbständig so wie oben geschildert (Fig. 85, *3*). In die jüngere Hälfte der neuen Zelle gelangt zunächst ein Grünkörper, der an beiden Enden abgestutzt ist, er erhält aber in dem Maße die normale Form, als die neue Hälfte der Zelle zur endgültigen Größe heranwächst. Alfr. Fischer schildert die Dinge ein wenig anders. Nach ihm würden die Kerne (Fig. 81) sehr zeitig geteilt werden und in die Mitte der neuen Zellhälften rücken, dann erst würde ein Querriß im Chromatophor entstehen. Ich vermute, daß beide Fälle verwirklicht sind.

Einen anderen Typus stellt Cosmarium dar; hier wachsen die beiden in einer Zellhälfte vorhandenen Chloroplasten in die neuen Zellabschnitte gleich nach deren Hervorwölben ein, die neuen Lappen vergrößern sich immer mehr, die Pyrenoide werden zerteilt (Fig. 80, *2*), und erst ganz am Schluß, wenn die jüngere Hälfte ihre volle Größe erreicht hat, zertrennt ein Querriß die Farbstoffträger.

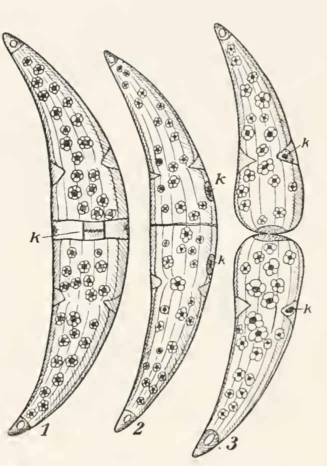


Fig. 85. Zellteilung bei *Closterium Ehrenbergii* n. Lutman. *k* Kern.

Der Kern liegt, wie schon erwähnt, in der Mitte der Zelle zwischen den symmetrisch gelagerten Chromatophoren, d. h. anders ausgedrückt im „Äquator" der Zelle. So muß er bei den eingeschnürten Formen in oder nahe der Einschnürung liegen. Sein Bau stimmt in allem Wesentlichen mit demjenigen der Mesotaenien und Zygnemaceen überein, ebenso die Formalitäten der Teilung, aber es wiederholen sich auch hier alle Unsicherheiten im Einzelnen und die daraus resultierenden Deutungen. Lutman, van Wisselingh und Neuenstein geben Auskunft. Sie sprechen von zahlreichen Nucleoli. Sollten das nicht Chromatinmassen sein, die den Nucleolus umlagern? Sie werden bei Beginn der Mitose im Nucleus verteilt. Acton läßt die Chromosomen bei Hyalotheca nicht aus dem Nucleolus, sondern aus den peripheren Kernregionen entstehen. Ersterer schwindet. Damit wären starke Anklänge an Cylindrocystis gegeben.

Das Protoplasma bildet den üblichen Wandbelag, und die schon wiederholt erwähnte Brücke für den Zellkern (Fig. 83, *1*); es überzieht auch die Chromatophorenplatten und bildet zwischen deren Strahlen ein System von Vakuolen, wie es etwa in Fig. 83, *3* dargestellt ist. Schon ältere Beob-

achter, außerdem de Bary u. a. beschreiben z. B. für Closterium eine recht lebhafte Bewegung, die sich sowohl im Wandbelag als auch in den Vakuolenwänden vollzieht. Von altersher sind auch mehr oder weniger kugelige Vakuolen aufgefallen, welche bei Closterium, Penium usw. in den Zellenden in Einzahl, oder in den Lappen von Micrasterias in Zweizahl gegeben sind. Diese Kugelvakuolen sind wohl nur abgegliederte Räume des gesamten Vakuolensystems. Ihre Umrisse wechseln, vermutlich in Zusammenhang mit den Plasmaströmungen der Gesamtzelle.

In diesen Endvakuolen werden nun bei Closterium, Penium, Pleurotaenium usw. stets, bei Micrasterias, Euastrum und Cosmarium gelegentlich mehr oder weniger reichliche Mengen von stäbchenförmigen Gipskristallen gefunden, welche in der Regel eine lebhafte Bewegung aufweisen. Diese Bewegung ist nach Alfr. Fischer zum Teil eine sogenannte molekulare, zum Teil aber wird sie durch die Plasmaströme bedingt, welche die Vakuole umkreisen und deren wässerigen Inhalt in Mitleidenschaft ziehen.

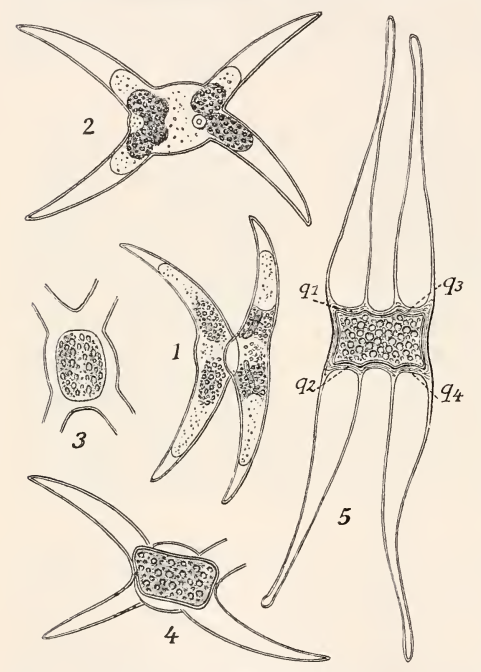


Fig. 86 n. de Bary. Kopulationsvorgänge. *1—4* bei *Closterium parvulum* Näg. *5* bei *Clost. rostratum* Ehrb. *q* Querwände, welche die leeren Schalenteile abgliedern.

Die Gipskristalle, welche übrigens bisweilen auch in allen anderen Vakuolen gefunden werden, entstehen nach Fischer im Plasma, um erst später in die Vakuolen eingeführt zu werden.

Außer Gips werden noch mancherlei körnige Bestandteile in den Desmidiaceenzellen von Fischer u. a. angegeben. Es ist aber nicht recht zu übersehen, ob sie mit den bei Zygnemen wohl vorkommenden Öltröpfchen oder mit Pallas Karyoiden (die auch bei allen Desmidiaceen gefunden wurden) identisch sind, oder ob sie Körper eigener, wenig bekannter Art darstellen.

Die Kopulation der Desmidiaceen gestaltet sich recht übersichtlich bei Closterium parvulum und einigen verwandten Arten. Die Zellen derselben nähern sich paarweise und werden durch weiche Gallerthüllen zusammengehalten. Dabei liegen die Zellen einander annähernd parallel, doch wird diese Stellung keineswegs immer eingenommen.

Nach einiger Zeit klappen die Schalen an ihrer Verbindungsstelle auseinander und treiben (Fig. 86, *1*) Kopulationsfortsätze, die sich bald be-

rühren. Letztere sind Neubildungen, mehr oder weniger unabhängig von den Schalen, das gibt sich schon in den etwas abweichenden chemischen Reaktionen derselben zu erkennen.

Die anfangs schmalen Kopulationsfortsätze schwellen an und lösen die trennenden Berührungsflächen auf, so daß in der Mitte ein stark erweiterter Kopulationskanal entsteht, in welchen dann der ganze Plasmainhalt der Mutterzellen einwandert, um sich dort zu vereinigen (Fig. 86, *2*). Die unter Kontraktion entstehende Zygote liegt zunächst nackt in dem Kanal (Fig. 86, *3*), ohne die Wände zu berühren; dann umgibt sie sich mit Membran (Fig. 86, *4*) und füllt sich natürlich mit Reservesubstanzen. Sieht man von den durch die differente Form der Zellen gegebenen Abweichungen ab, so stimmt alles Wesentliche mit Debarya unter den Zygnemeen überein (S. 97).

Aber nicht alle Closterium-Arten verhalten sich genau so, vielmehr gebärden sich manche (z. B. Clost. Lunula) so, wie wir es bereits bei Gonatozygon gesehen haben, d. h. die von den gepaarten Zellen entwickelten Kopulationsfortsätze (Fig. 88, *3*, *4*) schwellen sehr rasch auf und lassen

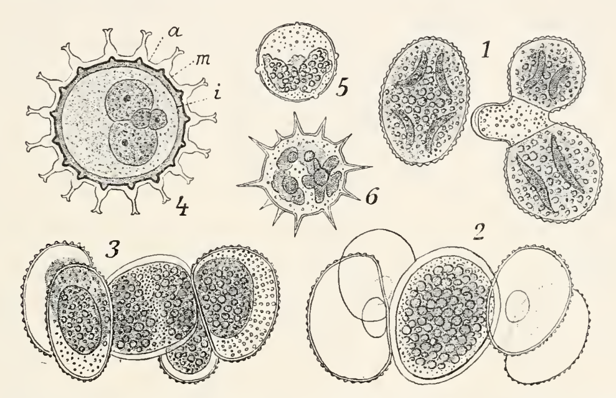


Fig. 87. *Cosmarium Botrytis* n. DE BARY und KLEBAHN. *1*, *2*, *3* Kopulationsprozeß. *4—6* Entwicklung der Zygote. *a* Außen-, *m* Mittel-, *i* Innenschicht der Membran.

ebenso rasch ihre Wand zu einem Schleim verquellen, der, anfangs noch sichtbar, später überhaupt nicht mehr zu erkennen ist. Die Vereinigung der Gameten, welche die alten Schalen völlig räumen, findet dann innerhalb der stark verschleimten Kopulationsfortsätze statt. Das ist aber auch in dieser Beziehung der ganze Unterschied von Clost. parvulum.

Noch ein dritter Modus der Kopulation ist bei Closterium rostratum und Verwandten (Fig. 86, *5*) zu verfolgen, er wiederholt die Vorgänge bei gewissen Mesocarpeen. Hier wird nämlich die Wandung des Kopulationskanals, sowie ein Teil der alten Zellwände der Gametenmutterzellen (zum wenigsten im Anfang) mit in die Zygotenbildung einbezogen (Fig. 86, *5*), indem vier Querwände (q^{1-4}) die leeren Membranstücke abgliedern.

Danach sind in einer und derselben Gattung fast alle Modalitäten der Kopulation vertreten, welche wir schon bei den Zygnemaceen verfolgten. Sie kehren natürlich auch bei anderen Desmidiaceen wieder. Besonders häufig ist der zweiterwähnte Fall: Vereinigung der Gameten in einer Schleimmasse, welche aus den Wandungen der Kopulationskanäle hervorgeht.

Dabei werden dann in der Regel (Cosmarium, Fig. 87) die Längsachsen der kopulierenden Zellen miteinander gekreuzt, und ferner tritt bei vielen sehr deutlich die Trennung der Schalenhälften voneinander, sowie ihre Abstreifung seitens der Gameten hervor (Fig. 87, *1—3*). Leere Schalen hängen nicht selten noch an den reifen Zygoten (Fig. 87, *2*).

Die fädigen Desmidiaceen zerfallen häufig vor Beginn der Kopulation, und dann kann natürlich auch eine gekreuzte Lage zustande kommen, nicht dagegen zerfällt u. a. Desmidium Swartzii, hier legen sich, wenn ich Ralfs u. a. richtig verstehe, die ganzen Fäden aneinander und die Zygoten bilden sich in den Kopulationskanälen wie bei Debarya. Schließlich haben auch die Spirogyren noch ihr Seitenstück, denn Didymoprium Grevillei läßt aufnehmende und abgebende Zellen erkennen.

Wir haben unsere Darstellung der Kopulationsvorgänge bei den Desmidiaceen begonnen mit Cl. parvulum, um die Übereinstimmung und den Parallelismus mit den Zygnemaceen hervortreten zu lassen; damit ist aber nicht ohne weiteres gesagt, daß man Cl. parvulum als eine der ältesten Formen ansprechen müßte. Ich glaube, man kommt auf die ältesten Desmidiaceenformen, wenn man Cl. lineatum betrachtet, dessen Kopulationsmodus die älteren Autoren gewöhnlich als „eigentümlich" bezeichnen.

Nach Al. Braun, der die alten Figuren von Ralfs erst verständlich machte, leider ohne eigene zu geben, legen sich zwei erwachsene Exemplare von Cl. lineatum in der üblichen Weise parallel, und auch hier klappen die Schalenhälften hornartig auseinander, jetzt aber sieht man, daß jede Gametenmutterzelle schon eine Querteilung ihres Inhaltes aufzuweisen hat. Demnach dringen nun aus jedem Hornpaar zwei Gameten hervor, wie das am einfachsten aus dem Schema Fig. 88, *1* (nach Al. Brauns Angaben skizziert) ersichtlich ist. Die Gameten aus verschiedenen Mutterzellen vereinigen sich nun paarweise und geben auf nicht weiter zu schildernde Weise die von Ralfs gezeichneten „Doppelsporen" (Fig. 88, *2*).

An das scheinbar eigentümliche Closterium lineatum schließen sich nun andere Closterium-Arten an. de Bary schildert die übliche Parallelstellung der geschlechtsreifen Zellen von Clost. Ehrenbergii und Clost. Lunula und hebt dann hervor, daß in jeder derselben (Fig. 88, *5*) eine Teilung beginnt. Die Tochterzellen finden aber keine Zeit, ihre verlorenen Hälften zu ergänzen, vielmehr reißen sie auf, ehe dieser Akt vollendet ist, und nun kopulieren die gegenüberliegenden Zellhälften paarweise (Fig. 88, *6*), wie das aus Morrens noch etwas primitiven Figuren, die aber de Bary anerkannt, deutlich hervorgeht. Wenn auch die kopulierenden Zellen zumeist parallel liegen, so können sie doch andere Lagen einnehmen, z. B. diejenige, welche de Bary in Fig. 88, *3* zeichnet.

Die soeben geschilderten Vorgänge erinnern ungemein lebhaft an das, was Archer für Spirotaenia (S. 86, Fig. 61) angegeben hat und an das, was sich auch bei Penium-Arten abzuspielen scheint; ich stehe deshalb nicht an, zu vermuten, daß die „doppelsporigen" Desmidiaceen (Penien, Closterien) der Urform am nächsten stehen. Die von anderen Arten und Gattungen in Einzahl gebildete Zygote wäre dann abgeleitet und wie sie entstanden, wäre nicht so schwer vorstellbar.

Wir sehen (Fig. 88, *3—6*), daß die kopulierenden Zellen von Clost. Lunula die jüngere Schale noch nicht völlig entwickelt haben, auch bei Cosmarium Botrytis ist das nach de Bary sehr häufig und ebenso ist es bei anderen Arten beobachtet. Man würde dann wohl die Annahme gelten lassen, daß die Desmidiaceen sämtlich kurze Zeit vor der Kopulation ihre Zellen teilen, und der Unterschied zwischen den einzelnen Formen bestände

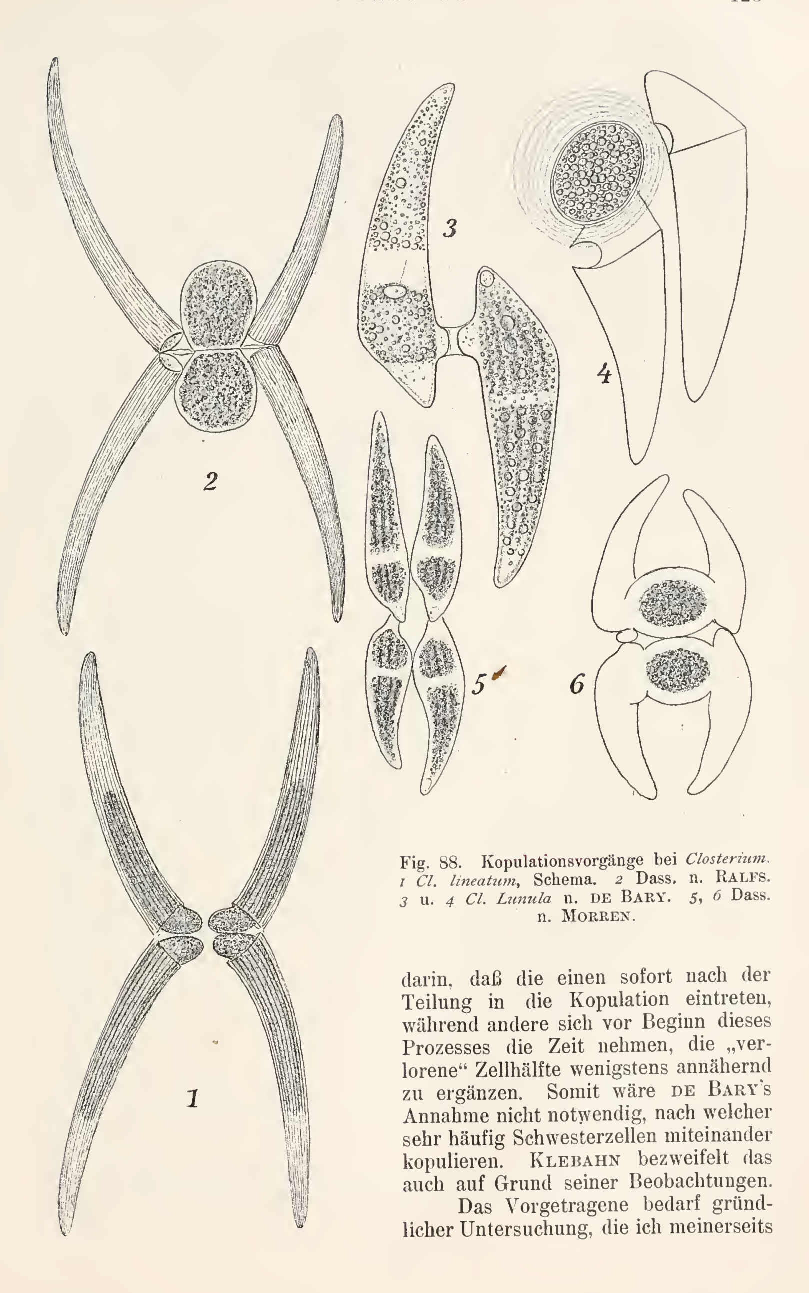


Fig. 88. Kopulationsvorgänge bei *Closterium*. *1 Cl. lineatum*, Schema. *2* Dass. n. RALFS. *3* u. *4 Cl. Lunula* n. DE BARY. *5*, *6* Dass. n. MORREN.

darin, daß die einen sofort nach der Teilung in die Kopulation eintreten, während andere sich vor Beginn dieses Prozesses die Zeit nehmen, die „verlorene" Zellhälfte wenigstens annähernd zu ergänzen. Somit wäre DE BARY's Annahme nicht notwendig, nach welcher sehr häufig Schwesterzellen miteinander kopulieren. KLEBAHN bezweifelt das auch auf Grund seiner Beobachtungen.

Das Vorgetragene bedarf gründlicher Untersuchung, die ich meinerseits

nicht ausführen konnte, doch dürfte alles, was in der Literatur vorliegt, auf unsere Auffassung deutlich hinweisen.

Die endgültige Ausgestaltung der Desmidiaceen-Zygoten zeigt viele Anklänge an die gleichnamigen Vorgänge bei den Zygnemeen.

Die Membran der jungen Zygote ist nach DE BARY in allen Fällen kugelig glatt (Fig. 87, *5*), erst später treibt die primäre Wand Aussackungen, die natürlich im Einzelfall ungemein verschieden sind. Die Ausstülpungen sind zunächst von dünner Membran umgeben (Fig. 87, *6*) und von Plasma erfüllt, allmählich aber zieht sich dieses zurück und an seiner Stelle wird Zellulose abgelagert, bis alles mit dieser ausgefüllt ist (Fig. 87, *4*).

Jetzt erst beginnt die Entwicklung der Mittelhaut (Fig. 87, *4*, *m*), welche an der Basis der Stacheln schwach in diese vorspringt, und endlich folgt die völlig glatte Innenhaut (Fig. 87, *4*, *i*), welche vielfach erst bei der Keimung sichtbar wird, wenn sie auch schon lange vorher gebildet ist. So DE BARY; nach SCHMITZ und BERTHOLD dagegen verlängern sich die ursprünglich von innen her gebildeten Stacheln noch durch zentrifugales Wachstum an ihrer Oberfläche, bilden eventuell auch nachträglich Verzweigungen usw. Hierfür muß nach BERTHOLD eventuell ein Periplasma verantwortlich gemacht werden, doch liegt ein sicherer Nachweis nicht vor.

Wie bei den Zygnemeen so treten auch bei den Desmidiaceen die Kerne sehr zeitig (vor den Chromatophoren) in die Kopulationsfortsätze, die Gameten kontrahieren sich ebenfalls stark unter Ausscheidung wässeriger Lösung. Konnte aber schon bei manchen Spirogyren eine verzögerte Kernverschmelzung konstatiert werden, so tritt das bei den von KLEBAHN untersuchten Formen noch viel schärfer in die Erscheinung — die Zygoten überwintern mit getrennten Kernen, diese verschmelzen erst bei beginnender Keimung.

In den jungen Zygoten von Closterium, welche von April bis Juni entstehen mögen, liegen die beiden Kerne noch weit voneinander entfernt und vier Chromatophoren mit Pyrenoiden sind deutlich sichtbar. Reift dann die Zygote aus, so ballen sich die Chloroplasten zu zwei gelblichen Klumpen, welche auch noch im Frühjahr des nächsten Jahres symmetrisch an ihrem Platze liegen. Beginnt um diese Zeit die Keimung, so rücken die Kerne zusammen (Fig. 89, *1*) und verschmelzen miteinander. Gleich darauf schlüpft die ganze Zelle aus der derben Sporenmembran heraus, nur umgeben von der innersten zarten Schicht der Zellwand.

Alsbald teilt sich der Zygotenkern mitotisch (Fig. 89, *2*) und in Kürze erhalten wir in der Zygospore zwei Kerne, welche den Chromatophorenballen nahe liegen (Fig. 89, *3*). Der ersten folgt eine zweite Mitose, welche durchaus normal ist (Fig. 89, *4*), aber doch als Endprodukt Kerne verschiedener Größe liefert (Fig. 89, *5*), den Großkern und den Kleinkern (KLEBAHN). Nach dieser zweiten Mitose wird der ganze Inhalt der keimenden Zygote in zwei Teile zerlegt, deren jeder einen Groß- und einen Kleinkern enthält (Fig. 89, *5*). Die Zellen sind die jungen Keimlinge, welche nunmehr innerhalb der Mutterzellwand zu den für Closterium charakteristischen Zellen auswachsen (Fig. 89, *6*).

Der Kleinkern entschwindet zuletzt der Beobachtung, die nächstliegende Annahme dürfte sein, daß er aufgelöst wird.

Cosmarium, das KLEBAHN ebenfalls untersuchte, verhält sich in allen prinzipiell wichtigen Punkten gleich, auch hier entstehen zwei Keimlinge mit Groß- und Kleinkern.

Man wird annehmen dürfen, daß mit jenen Teilungen auch eine Reduktion der Chromosomenzahlen verbunden ist, wenn auch der letzte Nachweis dafür noch fehlt.

In allen genauer untersuchten Fällen zeigen zeitweilig die Chromatophoren jene eben erwähnte Form der farblosen Ballen, deren Struktur aber schwer zu entziffern und daher noch unklar ist; erst ziemlich spät, wenn bereits die Keimlinge die für ihre Spezies charakteristischen Umrisse besitzen, treten auch die Chromatophoren wieder mit scharfen Umrissen in die Erscheinung, nachdem schon vorher ein Ergrünen der Ballen stattgefunden hatte. Mit Rücksicht auf Chmielevskys Angaben für Spirogyra wäre wohl ein genaueres Studium der Veränderungen an den oben genannten Körpern erwünscht.

Aus de Barys und Millardets Angaben geht hervor, daß alle genauer untersuchten Desmidiaceen — in der von uns angenommenen Umgrenzung — zwei Keimlinge aus einer Zygote liefern und darin wird man — neben der Zweischaligkeit — eins der besten Merkmale der Desmidiaceen sehen dürfen.

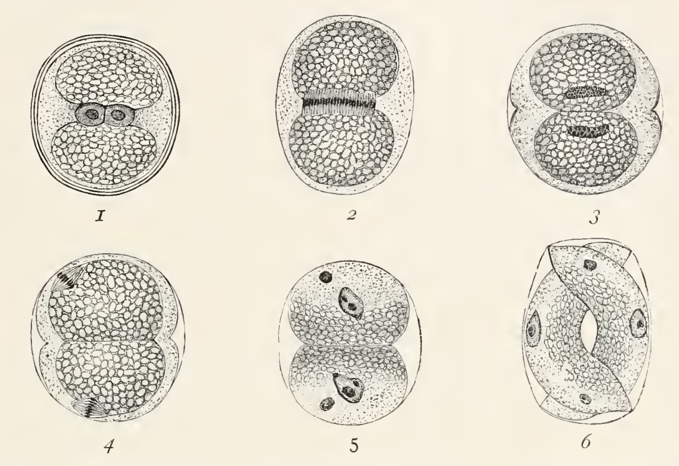


Fig. 89. *Closterium*-Keimung n. Klebahn. *1* Zygote vor der Kernverschmelzung. *2* Erste Mitose im ausgeschlüpften Zygoteninhalt. *3* Zweikernstadium. *4* Zweite Mitose. *5* Zweizellenstadium mit Groß- und Kleinkern. *6* Ausgestaltung der Keimlinge.

Klebs konnte an Closterium Lunula und Cosmarium Botrytis durch helle Beleuchtung unter Zuführung von Zucker reichliche Kopulation induzieren, er fand aber an denselben Arten unter ganz ähnlichen Bedingungen Parthenosporen.

Diese waren zum Teil in der Mutterzellmembran stecken geblieben, zum Teil aber waren die Gameten in die Kopulationsfortsätze eingetreten und hatten sich dort getrennt mit Membran umgeben.

Auf diese Weise werden auch Bilder entstehen können, welche den oben für das doppelsporige Cl. lineatum gegebenen sehr ähnlich sind. Doch sind A. Brauns Angaben über die Kopulation der fraglichen Art so präzis, daß wenigstens für diesen Fall kaum eine Verwechslung mit Parthenosporen vorliegen kann.

Ob Lundell und Bennet Parthenosporen oder sexuelle Doppelsporen vor sich hatten, vermag ich nicht ganz zu übersehen. Klebs nimmt das erstere an.

Als Parthenosporen zu deuten sind zweifellos auch relativ kleine Sporen von Cosmarium, welche KLEBAHN beschreibt. Sie enthielten von Anfang an nur einen Kern und einen Chromatophorenballen.

Bei der Keimung derselben zerfällt der Kern sukzessive durch Mitose in vier Kerne, einer wird zum Großkern, drei bilden Kleinkerne. In der Keimkugel bildet sich dann eine cosmariumähnliche Zelle um den Großkern aus, während die Kleinkerne der Beobachtung entschwinden.

Die Keimlingszelle zerfällt dann später in zwei, so daß aus einer Parthenospore schließlich auch zwei Keimlinge hervorgehen. Der Weg ist indes ein etwas anderer als bei den Zygoten.

NIEUWLAND beschreibt „Ruhesporen" von Cosmarium bioculatum; ich glaube, man kann diese unbedenklich als Parthenosporen ansprechen, denn die Zellen reißen in der Mitte auf, entleeren den Inhalt und dieser ballt sich zu einer Kugel, die sich mit derber Haut umhüllt. Das Aneinanderlegen zweier Zellen wurde nie beobachtet.

COMÈRE beschreibt Hypnocysten, d. h. vegetative Zellen, welche sich bei Cosmarium mit Rerservestoffen füllen und — oft zu mehreren — von einer Schleimhülle umschlossen werden.

Aus den Erörterungen über die Fortpflanzung der einzelnen kleineren Gruppen und über deren verwandtschaftliche Beziehungen geht schon zur Genüge hervor, daß ich sowohl die Zygnemaceen als auch die Desmidiaceen auf die Mesotaeniaceen zurückführen möchte, und zwar scheint es mir am einfachsten, anzunehmen, daß der Kopulationsmodus der Zygnemeen auf die Fortpflanzung von Cylindrocystis Brébissonii u. a. zurückgehe, während, wie das oben ausgeführt wurde, die Closterien u. a. mit einiger Wahrscheinlichkeit auf Spirotaenia als den Anfang der Desmidiaceenreihe hinweisen.

Unter diesen Umständen lag der Gedanke nahe, die Mesotaeniaceen zu spalten und zwei große Reihen von Conjugaten herzustellen, deren Anfangsglieder Cylindrocystis auf der einen, Sprirotaenia auf der anderen gewesen wären. Allein die als Mesotaeniaceen vereinigten Genera haben vorläufig doch noch recht viele Ähnlichkeiten, und ehe genauere Untersuchungen vorliegen, erscheint es mir besser, die Gruppe als Angelpunkt für Desmidiaceen und Zygnemaceen gleichmäßig beizubehalten. Gonatozygon (Genicularia) sind vielleicht ein kleiner Seitenzweig der größeren Gruppe, auch mit direktem Anschluß an die Mesotaenien.

Daß die Mesotaenien die niederste Gruppe seien, geht aus dem Verhalten der Kerne und Keimlinge hervor. Bei ihnen liefern alle vier Kerne, welche in der Zygote entstehen, Keimlinge, bei den Desmidiaceen sind zwei Keimlinge von den ursprünglichen vier weggefallen, demgemäß werden auch zwei Kerne reduziert. Bei den Zygnemaceen bedingt die Ausbildung einer Keimpflanze das Schwinden von drei Kernen in jeder Zygote. Das steht durchaus im Einklang mit unserer obigen Auffassung.

Die Zygote ist in allen Fällen die diploide Phase sämtlicher Vertreter unserer Gruppe, und zwar sie allein, alle vegetativen Zellen vor- und nachher sind haploid. Dieser Phasenwechsel ist aber kein Generationswechsel, verschiedenartig geformte Zellen oder Zellverbände treten an keiner Stelle im Entwicklungsgang unserer Gruppe auf.

Literatur.

ACTON, ELIZABETH, Studies on Nuclear Division in Desmids. Hyalotheca dissiliens. Ann. of Bot. 1916. **30**, 380.

ANDRESEN, ALFR., Beitrag zur Kenntnis der Physiologie der Desmidiaceen. Flora 1909. **99**, 373.

ANDREWS, F. M., Conjugation of two different species of Spirogyra. Bull. Torrey bot. club. 1911. **38**, 299—300.

ARCHER, W., On the Conjugation of Spirotaenia condensata Bréb. and of Sp. truncata Arch. Quart. Journ. of micr. sc. 1867. New series. **7**, 186.

—, Double-spored or Twin-spored Form of Cylindrocystis Brébissonii. Quart. Journ. of micr. sc. 1874. New series. **14**, 423.

BARY, A. DE, Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858.

BEHRENS, J., Zur Kenntnis einiger Wachstums- und Gestaltungsvorgänge in der vegetabil. Zelle. Bot. Zeitg. 1890. **48**, 81.

BENECKE, W., Mechanismus und Biologie des Zerfalles der Conjugatenfäden in die einzelnen Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot. **32**, 453.

BENNET, A. W., Non-sexual formation of spores in the Desmidiaceae. Rep. of 61. Meet. Brit. Ass. Adv. sc. London 1892, 678.

—, Reproduct. of the Zygnemaceae etc. Journ. Linn. soc. 1883. **20**, 430.

—, Sexuality among the Conjugatae. Journ. of Bot. 1891. **29**, 172.

BERGHS, JULES, Le noyan et la cinèse chez le Spirogyra. La cellule 1906. **23**. 55.

BERTHOLD, Studien über Protoplasmamechanik, S. 316—317.

BESSEY, C. E., Hybridism in Spirogyra. The American. Naturalist 1884. **18**, 67.

BLACKMAN, F. and TANSLEY, A Revision of the classiffication of the green algae. New Phytologist 1902. **1**.

BORGE, O., Über die Variabilität der Desmidiaceen. Vet. Akad. Förhandl. Öfvers. 1896. S. 289.

—, Übersicht der neu erscheinenden Desmidiaceenliteratur. In verschied. Jahrg. der Nuova Notarisia.

—, Über die Rhizoidenbildung bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen. Upsala 1894. Diss. Basel.

BORGE, O. und PASCHER, A., Zygnemales. Heft 9 von A. PASCHER, Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Jena 1913. 16°, 51 S.

BOURQUIN, HELEN, Starch Formation in Zygnema. Bot. Gaz. 1917. **64**, 426.

BRAUN, AL., Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Freiburg 1849/50.

BRUNNTHALER, J., Die Algengattung Radiofilum Schmidle und ihre systematische Stellung. Österr. bot. Zeitschr. 1913. **63**, 1—8.

CARTER, N., Studies on the Chloroplasts of Desmids. Ann. of. Bot. 1919. **33**, 216 u. 294. 1920. **34**, 265 u. 303.

CHMIELEVSKY, V., Eine Notiz über das Verhalten der Chlorophyllbänder in den Zygoten der Spirogyra-Arten. Bot. Zeitg. 1891. **48**, 773.

—, Materialien zur Morphologie und Physiologie des Sexualprozesses bei niederen Pflanzen. Arb. d. Ges. d. Naturf. d. Charkower Univ. 1890. **25**.

CHODAT, R., Études sur les Conjuguées. 1. Sur la copulation d'une Spirogyra. Bull. soc. bot. de Genève 1910. 2 sér. **2**, 158. 2. Sur la copulation d'une Mougeotia. Ebenda 1914. 2 sér. **6**.

COHN, F., Zur Lehre vom Wachstum der Pflanzenzelle. Nova Acta 1850. **22**, 512.

COMÈRE, G., Variations morphologiques du Cosmarium punctatulum. Bull. soc. bot. de France 1907. **54**, 42.

CUNNINGHAM, BERT., Sexuality of filament of Spirogyra. Bot. Gaz. 1917. **63**, 486.

CUSHMAN, J. A., Notes on the zygospores of certain New England Desmids etc. Bull. Torrey bot. Club 1905. **32**, 223.

—, New England species of Penium. Rhodora 1907. **2**, 227—34.

—, Pleurotaenium. Ebenda 1907. **9**, 101.

—, A Synopsis of the New England species of Tetmemorus. Bull. Torrey bot. Club 1907. **34**, 599.

—, Micrasterias. Rhodora 1909. **10**, 97.

—, Closterium. Bull. Torrey bot. Club 1908. **35**, 109.

DONGEARD, P. A., Sur les phénomènes de fécondation chez le Zygnema C. r. 1909. **48**. 1406.

DELF, E. M., Note on an attached species of Spirogyra. Ann. of bot. 1913. **27**, 366—369.

Ducellier, F., Contribution à l'étude de la flore desmidiologique de la Suisse. Bull. Soc. Bot. Genève 1916, 2. 8, 29—79.
— Contribution à l'étude du polymorphisme et des monstruosités chez les Desmidiacées. Ebenda. 7. 75—118.
Escoyez, Eud., Le noyau et la Caryocinèse chez le Zygnema. La cellule 1907. **24**. 355.
Faber, F., C. von, Spirogyra Tjibodensis. (Eine schnell „zerspringende Form" mit parthenosporenähnlichen und normalen Zygoten.) Ann. jard. bot. Buitenzorg 1912. 2. sér. **11**. 258—266.
Fischer, Alfr., Über die Zellteilung der Closterien. Bot. Z. 1883. **41**. 225.
—, Üer das Vorkommen von Gipskristallen bei den Desmidiaceen. Pringsh. Jahrb. 1883. **41**. 133.
Fritsch, F. E., The morphology and ecology of an extreme terrestrial form of Zygnema (Zygogonium) ericetorum (Kuetz.) Hansg. Ann. of Bot. 1916. **30**. 135—149.
Gerassimoff, J., Über die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten. Bull. de la soc. impér. des naturalistes de Moscou 1892.
—, Über ein Verfahren, kernlose Zellen zu erhalten. Ebenda 1896.
—, Über die Kopulation der zweikernigen Zellen bei Spirogyra. Ebenda 1897. 494.
—, Über die Lage und die Funktion des Zellkernes. Ebenda 1899. 220.
—, Über den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle. Ebenda 1900. 185.
—, Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allg. Physiologie 1902. 1. 220.
—, Zur Physiologie der Zelle. Bull. de la soc. impér. naturalistes de Moscou 1904. **18**. 1.
—, Über die Größe des Zellkerns. Beih. z. bot. Zentralbl. 1904. **18**, 45.
—, Über die kernlosen und die einen Überfluß an Kernmasse enthaltenden Zellen bei Zygnema. Hedwigia 1904. **44**. 50.
—, Ätherkulturen von Spirogyra. Flora 1905. **94**. 79.
Haberlandt, G., Zur Kenntnis der Conjugation bei Spirogyra. Sitzber. d. Akad. d. W. i. Wien 1890. Math.-nat. Bl. **99**, 1. 390.
Hallas, E., Om en ny Zygnema-Art med Azygosporer. Botanisk Tidsskrift 1895. **20**.
Hauptfleisch, P., Zellmembran und Hüllgallerte der Desmidiaceen. Diss. Greifswald 1888.
Hodgetts, W. J., A new species of Spirogyra. Ann. of Botany 1920. **34**. 519.
Hofmeister, W., Über die Bewegung der Fäden von Spirogyra princeps Lk. Jahresb. d. Ver. f. Vaterl. Naturkunde in Württemberg 1874. **30** 211.
Karsten, G., Die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra jugalis Ktzg. Flora oder Allg. bot. Ztg. 1908. **99**. 1—11.
Kasanowsky, V., Die Chlorophyllbänder und Verzweigung derselben bei Spirogyra Nawaschini (sp. nov.). Ber. d. d. bot. Ges. 1913. **31**. 55—60.
Kauffmann, H., Über den Entwicklungsgang der Cylindrocystis. Zeitschr. f. Bot. 1914. **6**. 721—784.
Klebahn, H., Studien über Zygoten. I. Keimung von Closterium und Cosmarium. Pringsh. Jahrb. **22**. 415.
—, Über die Zygosporen einiger Conjugaten. Ber. d. d. bot. Ges. 1888. **6**. 160.
Klebs, G., Bewegung und Schleimbildung der Desmidiaceen. Biol. Centralbl. 1885/86. **5**. 353.
—, Fortpflanzung der Algen und Pilze. Jena 1896.
—, Über die Formen einiger Gattungen der Desmidiaceen Ostpreußens. Diss. Königsberg 1879.
—, Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Unters. aus d. bot. Inst. Tübingen 1886/88. **2**. 333.
Kurssanow, L., Über Befruchtung, Reifung und Keimung bei Zygnema. Flora 1912. **104**. 65—84.
Lagerheim, G. v., Über das Phycoporphyrin, einen Conjugatenfarbstoff. Videnskabs Selskabs Skrifter I. Math.-naturw. Kl. Kristiania 1895. Nr. 5, 1—25.
—, Übersicht der neu erscheinenden Desmidiaceenliteratur. N. Notarisia 1891/93.
Lundell, De Desmidiaceis, quae in Suecia inventae sunt. Nova Acta Upsaliens 1871.
Lütkemüller, J., Die Zellmembran der Desmidiaceen. Beitr. z. Biol. d. Pfl. (Cohn) 1902. 8. 347.
—, Über die Gattung Spirotaenia Bréb. Österr. Bot. Zeitschr. 1895. **45**. 1.
—, Über die Gattung Spirotaenia Bréb. II. Beschreibung neuer Arten und Bemerkungen über bekannte. Ebenda **53**. 396 ff.
—, Zur Kenntnis der Gattung Penium. Verh. d. zool. bot. Ges. Wien 1905. **55**. 332.
—, Die Gattung Cylindrocystis Menegh. Ebenda 1913. **63**, 212.
—, Die Zellmembran und die Zellteilung von Closterium Nitzsch. Ber. d. d. bot. Ges. 1917. **35**. 311.

Lutman, B. F., The cell structure of Closterium Ehrenbergii and Closterium moniliferum. The bot. gaz. 1910. 49, 241—256.
—, Cell and nuclear division in Closterium. Ebenda 1911. 51, 401—430.
Merriman, Mabel L., Nuclear division in Zygnema. Ebenda 1906. 41, 43.
—, Nuclear division in Spirogyra crassa. Ebenda 1913. 56, 319.
—, Nuclear division of Spirogyra. II. Spirogyra bellis. Ann. of bot. 1916. 61, 311.
Migula, W., Die Desmidiaceen. Ein Hilfsbuch für Anfänger bei der Bestimmung der am häufigsten vorkommenden Formen. Handb. f. d. prakt. naturwiss. Arbeit, VI. Stuttgart 1911, Frankh. 65 S.
Millardet, De la germination des Zygospores dans les genres Closterium and Staurastrum et sur un genre nouveau d'algues chlorosporées. Mém. soc. des sc. nat. de Strasbourg 1870. 6.
Mitzkewitsch, L., Über die Kernteilung bei Spirogyra. Flora 1898. 85, 81.
Moebius, M., Über einige brasilianische Algen. Hedwigia 1895. 34, 173.
Nathansohn, A., Physiol. Unters. über amitot. Kernteilung. Pringsh. Jahrb. 1900. 35, 49.
Neuenstein, H. v., Über den Bau des Zellkernes bei den Algen und seine Bedeutung für ihre Systematik. Arch. f. Zellforschung 1914. 13, 1. Diss. Heidelberg.
Nieuwland, J. A., Resting spores of Cosmarium bioculatum Bréb. The Midland Naturalist 1909. 1, 4.
Nordstedt, C. F. O., Index Desmidiacearum citationibus locuplettisimis atque bibliographia. Berolini 1896, Bornträger. 310 S.
—, Index Desmidiacearum etc. Supplementum. London u. Berlin 1908.
Overton, E., Über den Konjugationsvorgang bei Spirogyra. Ber. d. d. bot. Ges. 1888. 6, 98.
Palla, E., Neue pyrenoidlose Art und Gattung der Conjugaten. Ebenda 1894 12, 288.
Pascher, A. A., Über auffallende Rhizoid- und Zweigbildungen bei einer Mougeotia-Art. Flora 1907. 97, 107—115.
Petit, Observations critiques sur les genres Spirogyra et Rhynchonema etc. Bull. de la soc. bot. de France 1874, p. 38.
Pfeffer, W., Über die Erzeugung und physiol. Bedeutung der Amitose. Ber. d. math.-phys. Kl. d. k. sächs Ges. d. Wiss., Leipzig 1899.
Pringsheim, N., Algolog. Mitteilungen. I. Über die Keimung der ruhenden Sporen usw. bei Spirogyra. Flora 1852. Ges. Abhandl. 2, 356.
Ralfs, J., The british Desmidiaceae. London 1848.
Robertson, R. A., On abnormal conjugation in Spirogyra. Transact. and proc. bot. soc. Edinburgh. 21, 185—191.
Rosenvinge, K., Om Spirogyra groenlandica. Ofversigt af kgl. vetensk. Akad. Förhandl. 1883.
Schmidle, W., Zur Entwicklung einer Zygnema und Calothrix. Flora 1897. 84 (Ergänzungsband), 167.
Schmitz, Fr., Über die Zellkerne der Thallophyten. Sitz.ber. d. niederrhein. Ges. Bonn 1879.
Schroeder, B., Cosmocladium saxonicum de Bary. Ber. d. d. bot. Ges., 18, 15—24.
—, Untersuch. über die Gallertbildungen der Algen. Verh. d. nat.-med. Vereins zu Heidelberg 1902. N. F. 7, 139.
Senn, Oocardium stratum, eine sinterbildende Alge. Zeitschr. f. Naturw., 72, 221—222.
—, Über einige koloniebildende einzellige Algen. Bot. Ztg. 1899.
Stange, B., Micrasterias-Formen. Arch. f. Hydrobiologie u. Planktonkunde 1908. 3, 421.
Strasburger, E., Zellbildung und Zellteilung. 2. Aufl. 1876.
—, Bau und Wachstum der Zellhäute. 1882. S. 196.
—, Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl, S. 171 ff. Spirogyra und deren Teilung.
—, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen usw. Histol. Beitr., Heft 6. 1900.
Tröndle, A., Über die Kopulation und Keimung von Spirogyra. Bot. Ztg. 1907. 65, 187—216.
—, Über die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra und über die Bedeutung der Synapsis. Zeitschr. f. Bot. 1911. 3, 593.
—, Der Nucleolus von Spirogyra und die Nucleolen höherer Pflanzen. Ebenda 1912. 4, 721.
West, W., and West, G. S., Observations on the Conjugatae. Ann. of bot. 1898. 12, 29.
—, Notes on Freshwater algae. Journ. of bot. 1903. 41, 33.
—, A monograph of the british Desmidiaceae. London, Roy soc. 1904—1912.
West, G. S. and Stockey. Cl. B., A contribution to the Cytology and life history of Zygnema etc. New Phytologist 1915. 14, 194.
Wille, N., Conjugaten in Engler-Prantl, natürl. Pfl.-Familien. 1, 2.
Wisselingh, C. van, Über den Nucleolus von Spirogyra. Bot. Zeitg. 1898. 56, 197. Vgl. auch Zimmermann, Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Jena 1896.

WISSELINGH, C. VAN, Untersuchungen über Spirogyra IV. Bot. Zeitg. 1902, I. **60**, 115.
—, Über abnormale Kernteilung usw. Ebenda 1903, I. **61**, 201. NATHANSOHNS Erwiderung. Ebenda 1904. **62**, 2.
—, Over Wandvormiyg by kernlosze Zellen. Bot. Jaarboek Dodonaea 1907, S. 66.
—, Zur Physiologie der Spirogyrazelle. Beitr. z. bot. Zentralbl. 1908. **24**, 133.
—, On the structure of the nucleus and karyokinesis in Closterium Ehrenbergii Men. Koningkl. Akad. Wetensch. Amsterdam 1910, 365—375.
—, Über die Zellwand von Closterium. Zeitschr. f. Bot. 1912. **4**, 337—391.
WITTROCK, V. B., Om Gotlands och Olands Sötvattensalger. Bih. till svenska Vetenskaps. Akad. Handlingar 1872. **1**, No. 1.
—, On the spore-formation of the Mesocarpeae etc. Bih. till k. Svensk. Akad. Handl 1878/80. **5**, No. 5.
—, On the Spore-Formation of the Mesocarpeae and especially of the new genus Gonatonema. Bih. till k. svenska Vet. Akad. Handlingar 1878. **5**, No. 5.
WOLLE, FR., Desmids of the united States etc. Bethlehem P. A. 1884.
ZUKAL, Parthenogenesis bei einer Spirogyra. Österr. bot. Zeitschr. 1879. **29**, 295.

VII. Bacillariaceae.

Die Diatomeen oder, wie sie offiziell heißen, die Bacillariaceen, sind Kosmopoliten und im Süß- wie im Seewasser überall verbreitet. Mögen auch viele von ihnen ausschließlich auf die See und andere ebenso ausschließlich auf das Süßwasser angewiesen sein, so sind doch auch gewisse Formen der Gruppe Ubiquisten; nicht bloß kommen Spezies einer marinen Gattung im Süßwasser vor und umgekehrt, sondern es gedeihen auch viele Arten in beiderlei Gewässern gleichmäßig gut und gehen unschwer aus dem einen in das andere über.

Als Grunddiatomeen überziehen zahlreiche Vertreter unserer Familie den Boden mehr oder weniger seichter Gewässer und speziell auf dem schlammigen Grunde relativ ruhiger Orte bilden sie im Süß- und Seewasser relativ dicke, braune Schichten, wie das u. a. leicht an den norddeutschen Küsten ersichtlich ist, wenn die Ebbe den „Schlick" bloßlegt. Da die so vorkommenden Formen meist beweglich sind, vermögen sie stets wieder auf die Oberfläche des Schlammes emporzusteigen, falls derselbe auf irgendeine Weise „umgerührt" wird.

Doch auch rascher fließende Gewässer, von den größten Strömen bis hinab zu den kleinsten Bächlein, Wasserleitungen, Brunnen usw. haben ihre Grunddiatomeen nicht minder als berieselte Moose, Baumrinden usw.; solche aber sind dann mit Gallertstielen oder auf irgendeine andere Weise mehr oder weniger fest angeheftet, und ebenso kleben unendliche Scharen von Diatomeen auf anderen Wasserpflanzen. Cladophoren des Süß- und Seewassers, Ectocarpeen, Florideen usw. sind häufig mit einem dichten Pelz gestielter Formen überzogen und ebensowenig werden Phanerogamen verschont.

Den Grunddiatomeen stehen die Planktondiatomeen gegenüber; ohne Eigenbewegung, ohne Gallertstiele usw., wohl aber mit besonderen Schwebeapparaten ausgerüstet, sind sie suspendiert in Tümpeln und Landseen, in ruhigen Buchten von Bächen, Flüssen usw., vor allem aber bevölkern sie die Meere von den Küsten bis an die fernsten Regionen der Hochsee. Völlig rein allerdings dürfte das Plankton nur am letztgenannten Orte auftreten, meistens erscheinen ihm Grunddiatomeen mehr oder weniger reichlich beigemengt, welche durch Strömungen losgerissen und fortgeführt werden.

Schon im ersten Frühling pflegen überall Diatomeen sichtbar zu werden; sie verschwinden gewöhnlich im Sommer, um im Herbst von neuem (wohl etwas weniger reichlich) zu erscheinen. Im Winter herrscht meistens wieder Ruhe. Dies ist, obwohl manche Arten das ganze Jahr hindurch vegetieren, die allgemeine Regel. Sind die Zeiten günstig, so können die Diatomeen in unglaublichen Mengen zum Vorschein kommen, sie verleihen dann dem Seewasser ebenso wie dem Grunde der Gewässer einen eigenen Farbenton.

Da die Diatomeen für Tiere als Nahrung dienen oder doch mit dieser aufgenommen werden, findet man ihre unverdaulichen Schalen im Magen der verschiedensten Organismen. Schnecken und Muscheln, Salpen, Krebse,

Plattfische usw. beherbergen sie, von ihnen aus gelangen sie u. a. in den Magen der Vögel, um schließlich im Guano zu enden.

Wegen der relativen Unzerstörbarkeit der Kieselpanzer finden sich diese im fossilen Zustande von der Kreide an. In letzterer freilich noch spärlich, treten sie in den tertiären Polierschiefern von Bilin und Kassel sehr massenhaft auf, sie bilden weiterhin fast den alleinigen Bestandteil der Kieselguhre aus der Lüneburger Heide, Ostpreußen usw. Auch im Alluvium bei Berlin, Königsberg usw. finden sich ähnliche Lager, die sich zweifellos auch heute noch bilden können an Orten, wo die Schalen zusammengeschwemmt werden oder wo in Mooren, Landseen, Meeresbuchten usw. Gelegenheit zu einer ruhigen Massenentwicklung gegeben wird. Vielleicht sind die Massenanhäufungen von Diatomeen, welche Ehrenberg aus den Häfen von Cuxhafen, Wismar usw. angibt, Andeutungen davon.

Die Ablagerungen von Kieselguhr stammen wohl aus dem Süßwasser, die Diatomeen der Kreidemergel usw. aus der See. Unter zahlreichen Spezies pflegen in den Lagern einige Arten zu dominieren. Die meisten derselben sind, wie bereits Ehrenberg zeigte, heute noch lebend vertreten.

Viele Bacillariaceen ertragen innerhalb gewisser Grenzen das Austrocknen, sie können in diesem Zustande durch den Wind fortgeführt werden, ebenso schadet ihnen das Einfrieren im Eise selbst in den Polarmeeren nicht, und so kann auch durch dieses ein Transport stattfinden; das Hauptverbreitungsmittel aber für die Diatomeen bleibt das fließende Wasser, welches sie fortschwemmt.

Zahlreiche Einzelarbeiten über die Bacillarien rufen eine förmliche Überschwemmung auf diesem Gebiete hervor, leider aber sind viele Beschreibungen für unsere Zwecke wenig verwendbar, denn es werden in ihnen die allgemein wichtigen Fragen und Gesichtspunkte oft kaum gestreift. Für die Erkenntnis solcher Dinge ist Pfitzers Werk grundlegend geworden, diesem sind später die Arbeiten von Borscow, Schmitz, Otto Müller, Lauterborn, Schütt, Klebahn, Karsten, Bergon, Peragallo, Gran u. a. gefolgt; sie haben noch vielfache Ergänzungen gebracht.

Schütt hat eine Zusammenstellung aller Gattungen gegeben, zahlreiche Spezies aber sind u. a. beschrieben und abgebildet bei Smith, Ehrenberg, van Heurck, Schmidt, Meister, Hustedt, Schönfeldt, Tempère und Peragallo, Azpeitia, Forti, Dippel, Cleve u. a.

Ausführlich behandelt sind die Diatomeen natürlich auch in all den Werken, welche die großen Ozean- und Planktonexpeditionen, wie auch die internationalen Meeresbeobachtungen (Terminfahrten) behandeln. Ich nenne Gran, Karsten u. a. Eine eingehende Literaturzusammenstellung gab de Toni, einige Nachträge Pavillard.

Schütt hat, auf seinen Vorgängern fußend, die gesamten Bacillarien nach der Form der Zellen resp. Schalen in zentrische und pennate eingeteilt, nachdem er gezeigt, daß Pfitzers Einteilung der Gruppe nach den Chromatophoren nicht wohl haltbar sei, da diese in ein und derselben Gattung (z. B. Chaetoceras) stark variieren. Vielleicht wird auch die Schüttsche Einteilung später modifiziert werden müssen, wenn erst überall die Fortpflanzungsmodalitäten bekannt sind, vorläufig ist sie aber doch die beste, die von Peragallo verteidigten Bezeichnungen mögen auch gangbar sein.

Die Centricae (Anarhaphideen) sind, in der Richtung der Hauptachse betrachtet, radiäre Formen, während die Pennatae (Rhaphideen) von bilateral-symmetrischen Gestalten ausgehend vielfach zu dorsiventralen und asymmetrischen Gebilden fortschreiten. Bei den Centricae finden wir häufig Sporenbildungen, welche bei den Pennatae vielleicht fehlen.

Wir behandeln diese beiden Gruppen getrennt, weil sich immer mehr herausstellt (KARSTEN), daß sie vielleicht doch nicht so nahe verwandt sind als man früher annahm. Ohnehin ist die Lebensweise verschieden, die Pennatae sind ausgeprägte Grunddiatomeen, die Centricae sind Planktonten.

Den eingehenden Studien von PFITZER verdankt man die bereits von WALLICH angebahnte Erkenntnis, daß die Wandung der Diatomeenzelle aus zwei Hälften (Panzerhälften) bestehe, ganz ähnlich, wie wir das für die Desmidiaceen schilderten.

Das Ganze wurde seit PFITZER mit einer Schachtel verglichen, deren Deckel über den Unterteil herübergreift, und neuerdings hat O. MÜLLER den ersteren ganz zweckmäßig als Epitheka, den letzteren als Hypotheka bezeichnet (Fig. 90, *3*, *e*, *h*).

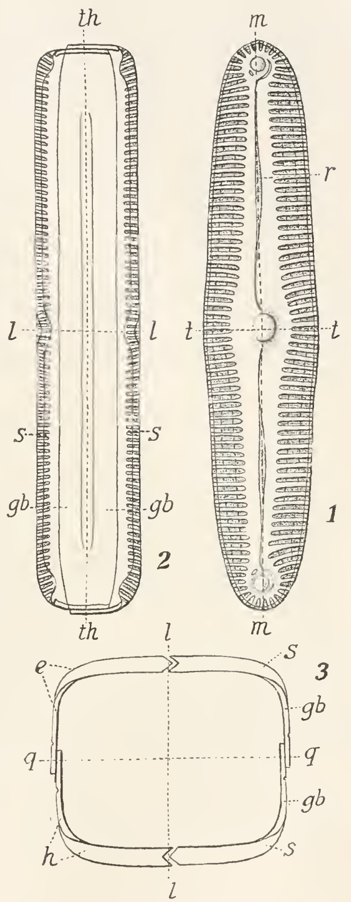


Fig. 90. *Pinnularia viridis* Ehrbg. n. PFITZER. *1* Schalenansicht. *2* Gürtelbandansicht. *3* Transversaler Längsschnitt. *s* Schalen, *gb* Gürtelbänder, *l* Längsachse, *q* Querschnitt, *th* Teilungsebene, *m* Mediane, *t* Transversale, *e* Epitheka, *h* Hypotheka.

Mit SCHÜTT orientieren wir die Diatomeenzelle so, daß die Epitheka nach oben, die Hypotheka nach unten zu liegen kommt. Wir nennen dann Zentral- oder Längsachse (Pervalvarachse) diejenige, welche die Mittelpunkte der beiden Theken miteinander verbindet (*l* Fig. 90, *2*, *3*). Wir wählen den Ausdruck, weil die Diatomeenzelle, wie später gezeigt werden soll, nur in der Richtung dieser Achse wächst, heben aber hervor, daß die Längsachse nur selten der größten Ausdehnung einer Bacillarienzelle entspricht.

Danach sind natürlich die Querschnitte senkrecht zur Längsachse gelegt zu denken. Der wichtigste von ihnen ist die Teilungsebene (Valvarebene) (*th* Fig. 90, *2*).

Dem Gesagten entsprechend kann man auch bei den Diatomeen einfach von Längs- und Querwänden reden, doch sind auch andere Bezeichnungen aus verschiedenen Gründen üblich, ja notwendig geworden.

Jede Theka besteht nämlich aus zwei Stücken: einem, das im typischen Falle quer gestellt ist — der Schale (*s*) (Valva) und einem, das längs orientiert ist — dem Gürtelband (*gb*) (Pleura). Letzteres stellt die glatten Längswände von Zylindern mit kreisförmigem, elliptischem usw. Querschnitt dar, welche übereinander verschiebbar sind, erstere aber schließen die

Zylinder nach außen hin ab und sind zudem meistens mit charakteristischen Skulpturen der verschiedensten Art ausgestattet.

Danach sieht (Fig. 90) eine Diatomee grundverschieden aus, je nachdem man sie von den Schalen oder von den Gürtelbändern her betrachtet.

Für die Centricae, wie sie z. B. Fig. 118, *3* wiedergibt, bedarf es keiner weiteren Bezeichnungen resp. solche verstehen sich von selbst, für die Pennatae aber kommen noch zwei Termini hinzu. Betrachten wir die Schale der letzteren typisch als eine Ellipse, so entspricht die „Mediane“ (*m*) (Apikalachse) der größeren, die „Transversale“ (*t*) (Transapikalachse) der kleineren Achse der Fig. 90, *1*.

Die Mediane kennzeichnet auch den Median- resp. Sagittalschnitt, welcher bei zahlreichen Pennaten Raphe oder Pseudoraphe durchsetzt, die Transversale weist natürlich dem Transversalschnitt seine Lage an (Fig. 90, *1*, *m*, *t*).

Bezüglich der Bezeichnung abgeleiteter Symmetrieverhältnisse, die eventuell für die systematische Beschreibung wichtig ist, verweise ich auf Schütt und Otto Müller. Die von letzterem vorgeschlagene Nomenklatur setzte ich oben in Klammern. Ich ziehe die Schüttsche Bezeichnungsweise vor, weil sie sich besser an Bekanntes anlehnt, muß aber betonen, daß die Müllersche durchaus konsequent ist.

1. Pennatae.

Als Typus für die pennaten Diatomeen mögen zunächst einmal die recht hoch entwickelten Naviculeen (auch als Mesorhaphideen bezeichnet) herausgehoben sein, von welchen wir einen Vertreter schon auf S. 133 behandelten. Von der Schalenseite betrachtet erscheinen sie (Fig. 90, *1*) elliptisch bis spindelförmig und gewinnen noch besonders durch die in der Mitte verlaufende, einen Kiel imitierende Raphe das Ansehen eines Schiffchens. Die Raphe, auf welche wir zurückkommen, ist ein offener Spalt oder Kanal. Beiderseits von demselben sieht man eine Fiederzeichnung, welche bei verschiedenen Spezies zwar verschieden derb, aber doch immer nachweisbar ist. Als gekrümmte Zelle mit entsprechend gestalteter Raphe ist das bekannte Pleurosigma zu betrachten und nach allen Richtungen unsymmetrisch durch Drehung der Zellen um ihre verschiedenen Achsen werden Amphiprora u. a.

Unsymmetrisch sind auch die Cymbellen (Fig. 91, *1*—*3*), denn die Schalen und dementsprechend die Raphe sind bogig gekrümmt, die Fiederstreifen sind auf der einen Seite (Bauch) kürzer als auf der anderen (Rücken). Dazu kommt, daß die Gürtelbänder an der Bauchseite weniger entwickelt sind als an der Rückenseite, wie das leicht aus dem Transversalschnitt in Fig. 91, *2* ersichtlich ist. Das Ganze gleicht also, populär ausgedrückt, den bekannten eßbaren Teilen einer Orangenfrucht.

Noch weiter, aber doch in ähnlichem Sinne modifiziert und vom ursprünglichen Navicula-Typus abweichend, erscheinen dann Amphora, Epithemia und Rhopalodia.

Der Transversalschnitt von Amphora zeigt (Fig. 91, *5*), daß die Gürtelbänder etwas gekrümmt, die Schalen aber eigenartig, fast dachig, emporgewölbt sind. Die Raphe (*r*) liegt stark gegen die Bauchseite verschoben, danach erscheint sie auf der Schalenansicht (Fig. 91, *4*) ganz einseitig; auf der ventralen Gürtelansicht aber machen sich die Raphen (*r*) der beiden Schalen in relativer Nähe der Teilungsebene bemerkbar.

Rhopalodia und Epithemia sind ähnlich, sie dürften aus Fig. 91, *7—9* mit den zugehörigen Buchstaben ohne weiteres verständlich werden.

Rhopalodia u. a. führen wohl hinüber zu den Pleurosphaphideen, d. h. zu den eigenartigen Nitschien usw.

Bei diesen erscheint der senkrecht zu den Schalen (transversal) geführte Schnitt rhombisch, Schale und Gürtelbänder sind nämlich windschief gegeneinander verschoben und außerdem hat die scharfe Kante der Hypo- und der Epitheka einen Kiel (*k*) erhalten, der durch Knötchen zierlich gezeichnet ist. Das tritt sowohl auf der Schalen- wie auf der Gürtelbandansicht deutlich hervor. Beide Kiele (Fig. 91, *10*) werden sichtbar, wenn man die

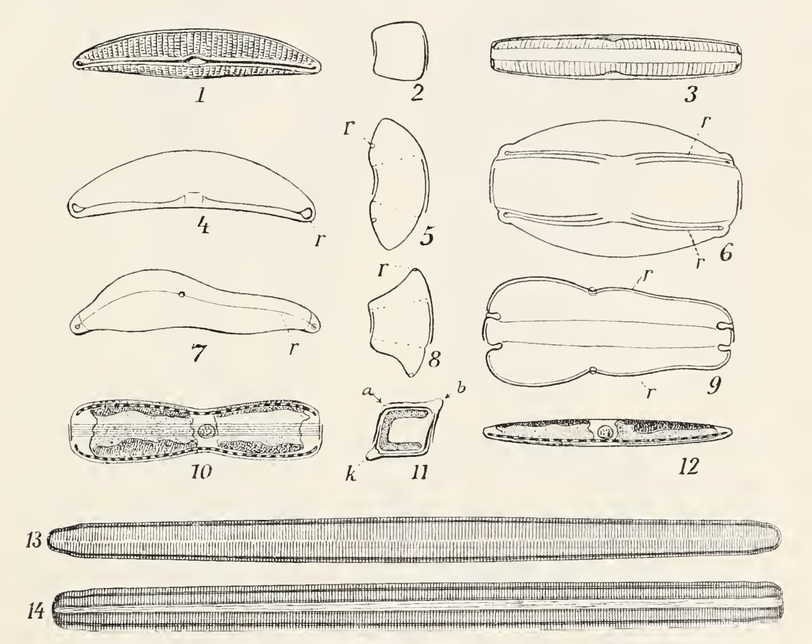


Fig. 91. Verschiedene *Diatomeen* n. Smith, Otto Müller, Pfitzer und G. Karsten. Links: Schale. Mitte: Transversalschnitt. Rechts: Bauchseite. *1—3 Cymbella.* *4—6 Amphora.* *7—9 Rhopalodia.* *10—12 Nitschia.* Die Zelle ist in *10* von *a (11)* her betrachtet, in *12* etwa von *b (11)* aus *r* Raphe. *k* Kiel. *13 Synedra superba* Ktz. von der Schalenseite, *14* vom Gürtelband aus gesehen.

Zellen in der Richtung des Pfeiles *a* betrachtet; nur einer derselben tritt in die Erscheinung, wenn man von *b* her auf das Ganze schaut (Fig. 91, *12*).

Der Kiel der Nitschien ist durchbrochen, er enthält eine Raphe. Diese entspricht danach in ihrer Lage nicht genau derjenigen von Navicula.

Die Raphe ist also nicht an die Mittellinie der Schalen gebunden und man mag die Frage stellen, ob überhaupt die Raphe als ein Merkmal angesehen werden kann, nach welchem die natürliche Verwandtschaft zu beurteilen ist. Immerhin sind die von Peragallo gewählten Bezeichnungen nicht ganz unzweckmäßig.

Noch merkwürdiger ist die Lage der Raphen bei Surirella (Fig. 92). Die Zellen derselben sind von der Schalenseite gesehen oval, von der Gürtelbandseite rhombisch. Der Transversalschnitt zeigt dann besonders deutlich, daß vier geflügelte oder gekielte Kanten vorhanden sind, welche je eine Raphe führen (Fig. 92, *3, r*). Noch weniger als bei Nitschia hat diese Raphe etwas mit derjenigen von Navicula zu tun.

Dort, wo bei den Naviculeen die Raphe liegt, findet sich (Fig. 92, *4*) bei Surirella in der Mediane verlaufend eine Leiste, welche die Querstreifen

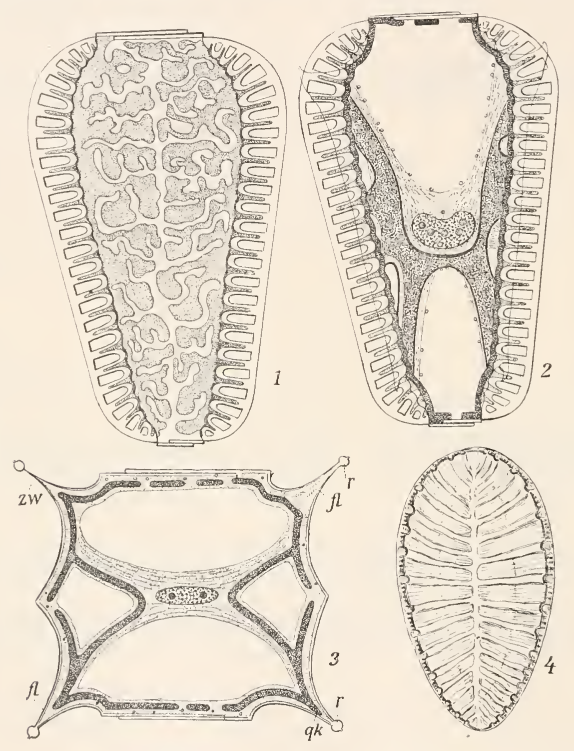


Fig. 92. *1—3 Surirella calcarata* n. LAUTERBORN. *1* Gürtelbandansicht auf die Wandfläche eingestellt. *2* Dieselbe auf die Mitte eingestellt. *3* Transversalschnitt. *4 Surirella striatula* n. SMITH. Schalenseite.

der Schale in zwei Hälften zerlegt; sie hat das Aussehen, aber nicht die Funktion einer echten Raphe, wird deshalb als Pseudoraphe bezeichnet.

Dies Gebilde kommt nun fast allen Fragilarien, Tabellarien und vor allem den Synedra-Arten zu, deren Aussehen sich wohl ohne weiteres aus Fig. 92, *12, 13* ergibt. Es handelt sich besonders bei der letzten Gattung um lang stäbchenförmige Gestalten, die überall ungemein häufig sind. Ähnlich, wenn auch vielfach breiter, sind Grammatophora, Meridion, Diatoma usw.

Unter ihnen sind wiederum einige, bei welchen die Schalen gegeneinander geneigt sind.

Endlich gibt es noch Formen, welche wir einmal Hemiraphideen nennen wollen — die Cocconeiden und Achnanthoiden; sie haben im allgemeinen einen naviculaähnlichen Habitus, aber die eine Schale führt eine Raphe, die andere eine Pseudoraphe. Solche Gattungen und Arten sind meistens festgeheftet, zumal Cocconeis legt sich mit der Seite, welche die Raphe führt, der Unterlage auf und wird mit Gallerte festgeklebt, kann sich aber loslösen. Da diese Pflanzen oft in großer Menge auf anderen Algen, auf höheren Wassergewächsen usw. erscheinen, sprachen schon alte Autoren von „Läusen". Die Ähnlichkeit mit Blattläusen geht tatsächlich ziemlich weit.

Eine Festlegung auf der Unterlage ist nun keineswegs auf die Hemiraphideen beschränkt. Es gibt zahlreiche Fälle, von welchen wir die folgenden herausgreifen. Epithemia u. a. liegen höheren Pflanzen mit der Bauchgürtelseite auf und werden in dieser Lage mit Gallerte festgeheftet. Viele Synedra-Arten vereinigen ihre Zellen durch ein großes Gallertpolster (Fig. 93, *1*), es wird eines der spitzen Zellenden festgelegt, so daß die Zellen von der Unterlage abstehen. Auch in anderen Gattungen kehrt diese Erscheinung wieder.

An Stelle des Polsters treten eventuell lange Gallertfäden und diese können sich verzweigen (Fig. 93, *2*). Wenn dann gar noch die Schwesterzellen zum Teil verbunden bleiben, kommen äußerst zierliche Baumformen (Fig. 93, *3*) zustande, die indes so einfach zu verstehen sind, daß eine weitere Besprechung nicht lohnt. Vorzugsweise sind es Pseudoraphideen, welche so festgelegt werden, doch kann derselbe Vorgang auch bei Naviculeen u. a. einsetzen. Solche Arten werden dann vorübergehend unbeweglich, sie lösen sich aber auch leicht von den Stielen los und verlassen ihren Platz.

Solcher Koloniebildung gegenüber steht eine andere, bei welcher vollständige Gallertscheiden die Verbindung herstellen (Fig. 93, *4*). Zahlreiche Individuen sind in einem oft reich verzweigten Schlauch eingeschlossen, welcher meistens dem Substrat fest anhaftet. Solche fest vereinigten Schlauchdiatomeen kommen in strömenden Bächen und Flüssen, besonders aber auch in der See nahe der Oberfläche vor. Hier widerstehen sie dem Wellenschlage ganz gut und imitieren, da der Schlauch oft stark verästelt ist, die daneben wachsenden Ectocarpeen. Arten verschiedener, beweglicher Gattungen werden so eingehüllt. Die Entwicklung der Kolonien beginnt mit einem einzelnen Individuum, welches in eine sehr weite und relativ lange Gallertröhre eingeschlossen erscheint. Die Röhre ist nach Karsten an beiden Seiten offen und die Zelle gleitet in derselben hin und her. Später füllt sich die Gallertröhre durch vielfache Teilung der Zellen mit zahlreichen Individuen und Hand in Hand damit geht das Wachstum des Schlauches in die Länge, seine Verzweigung und eventuell auch Vergrößerung seines Durchmessers. Wie das alles im einzelnen vor sich geht, darüber finde ich keine Angaben und auch Karsten weist darauf hin, daß alle diese Punkte erneuter Untersuchung bedürfen. Erwähnt sei nur noch, daß die Einzelzellen in den Schläuchen, soweit sie überhaupt beweglich sind, dauernd aneinander hinzugleiten vermögen. Moebius fand in der gleichen Gallerthülle verschiedene Diatomeenarten miteinander vereinigt.

Natürlich ist Stiel- und Schlauchbildung nicht der einzige Weg zur Erzielung von Kolonien. Oft bleiben die Schalen der Schwesterzellen fast auf ihrer ganzen Fläche durch gallertige Kittsubstanz vereinigt und so resultieren Bänder (Fragilaria, Fig. 97) oder fächerförmige Bildungen

(Meridion u. a.). Handelt es sich hier um ziemlich starre Verbände, so können leichtbewegliche Ketten durch Gallertfäden oder Bänder hervorgerufen werden, welche abwechselnd an verschiedenen Kanten der Zellen



Fig. 93 n. SMITH. *1 Synedra gracilis. 2 Synedra superba. 3 Licmophora flagellata. 4 Encyonema caespitosum.*

sitzen und damit die Zickzackketten der Diatoma, Tabellaria u. a. bedingen (Fig. 99).

Man wußte lange, daß die Haut der Diatomeen eine organische Grundlage besitzt, aber erst in neuerer Zeit hat MANGIN klar dargetan, daß diese aus Pectin und wohl nur aus diesem Stoff gebildet wird. Diese Masse ist durchsetzt von einer Siliziumverbindung, welche zwar meistens sehr reichlich zugegen ist, aber doch in manchen Planktondiatomeen erheblich zurücktritt. Durch Glühen der Zellen, Behandlung mit konzentrierten Säuren, Oxydationsmitteln (z. B. chlorsaurem Kalium und Salpetersäure), durch Fäulnisprozesse usw. kann man die Siliziumverbindung von allen übrigen Bestandteilen der Zelle befreien, und umgekehrt kann man jene durch Einwirkung von Flussäure, wie auch durch andere Lösungsmittel (MANGIN) entfernen. Dabei bleibt in dem einen Fall das Kieselsäureskelett, im anderen das Pectinskelett vollkommen erhalten. Beide Komponenten der Haut müssen sich also völlig durchdringen. Sie tun das freilich nur in der Innenschicht der Membran, welche die Hauptmasse ausmacht, auf der Außenseite der Zellen findet sich eine Cuticularschicht, und diese besteht allein aus Pectin. Durch Quellung derselben entstehen meistens die Schleimmassen, welche nicht wenige Diatomeen auszeichnen und deren Einzellzellen zusammenhalten.

Bemerkt sei noch, daß die Kieselskelette, welche auf oben angegebene Weise gewonnen werden, aus amorpher Kieselsäure bestehen, und deshalb in den Sammlungen sowohl als auch im Erdboden fast unverwüstlich sind. Ob derselbe Körper auch in der lebenden Zelle gegeben sei, steht noch dahin. Nach RICHTER würde sich in dieser $Na_2Si_2O_5$ finden und eventuell eine organische Kieselsäureverbindung. Zu den Angaben von MANGIN nimmt er nicht Stellung.

Schale und Gürtelband werden nicht bloß theoretisch unterschieden, sondern sie sind auch in praxi trennbar. Man erkennt dann, daß (Fig. 90, *3*) die Schalen am Rande ein wenig umgebogen sind, und daß das eigentliche Gürtelband mit diesem umgebogenen Rande fest verbunden ist, eventuell durch Falze usw., welche bisweilen recht deutlich in die Erscheinung treten. Nun gibt es aber recht viele Diatomeen, bei welchen die Zahl der Gürtelbänder gleichsam vermehrt ist, oder, besser ausgedrückt, bei welchen Zwischenbänder usw. vorkommen. Das sind u. a. Grammatophora, Epithemia, Licmophora, Tabellaria, Rhabdonema usw.

In den einfachsten Fällen erscheint zwischen Gürtelband und Schale ein dem ersteren ähnliches Stück eingeschaltet, wie das aus Fig. 94, *5*, *6* leicht ersichtlich ist. In anderen Fällen aber werden zwei bis viele solcher Zwischenbänder entwickelt (Fig. 94, *2*), und solche können durch geeignete Mazeration isoliert werden, wie das Fig. 94, *1* zeigt. Alle dort gezeichneten Zwischenbänder gehören einer und derselben Zelle an. In dieser werden sie derart bei der Teilung und Weiterentwicklung gebildet, daß zuerst die Schale auftritt. Ihr folgen sukzessive die Zwischenbänder bis zuletzt das Gürtelband entsteht, d. h. dasjenige Band, welches mit dem gleichnamigen Organ der anderen Panzerhälfte in direkter Verbindung steht. Der Vorgang ist danach ein wenig anders als bei den Desmidiaceen (S. 113).

Schalen, Zwischen- und Gürtelbänder liegen einander wohl nur selten mit glatten zugeschärften Rändern an; meist treten, wie aus Fig. 94, *6* ersichtlich, Umbiegungen der Ränder, Vorsprünge usw. in die Erscheinung, welche zur Bildung von Falzen führen, die alle natürlich dazu bestimmt

sind, die Panzerstücke fest miteinander zu verketten. Einzelheiten in dieser Art hat OTTO MÜLLER beschrieben.

Die Zwischenbandfrage wird noch dadurch kompliziert, daß von den Bändern aus Septen gebildet werden, d. h. es wachsen von den Zwischenbändern aus Membranlamellen gegen das Zellinnere vor, etwa so wie die jungen Querwandanlagen der Spirogyren. Ein Unterschied von den letzteren besteht aber darin, daß die Septen niemals vollständige Membranen werden, sondern daß sie stets eine mehr oder weniger große Öffnung resp. deren

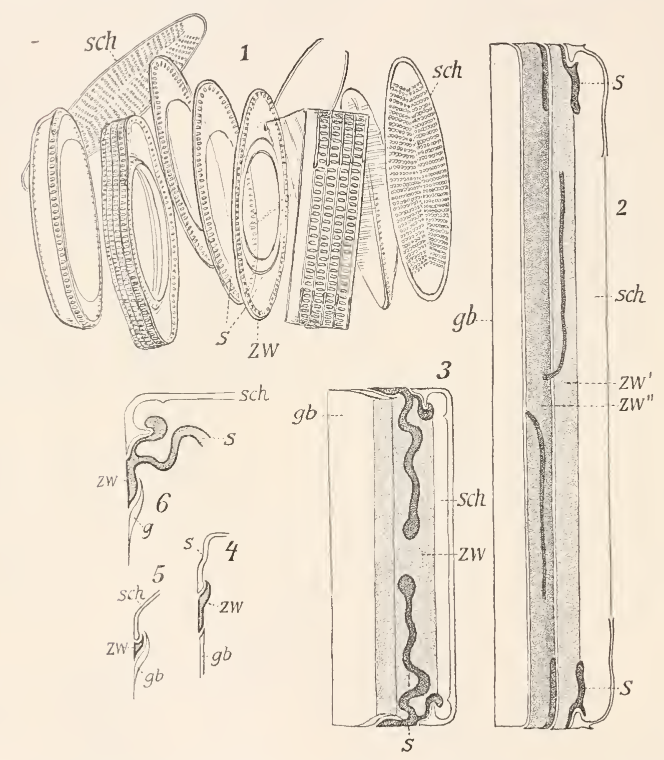


Fig. 94 n. SMITH und OTTO MÜLLER. *1 Rhabdonema arcuatum.* *2, 3 Grammatophora marina.* *4 Climacosphenia moniligera.* *5 Epithemia turgida.* *6 Grammatophora marina.* *sch* Schale, *s* Septen, *gb* Gürtelband, *zw* Zwischenband.

mehrere in der Mitte behalten (Fig. 94, *1*). So wird die Zelle durch sie nur gekammert, und dieser Kammerung paßt sich der Inhalt, besonders die Chromatophoren, an; die Lappenbildung derselben steht oft in engster Beziehung zu den Septen.

Wie aus Fig. 94, *1* hervorgeht, sind die Septen u. a. bei Rhabdonema arcuatum glatt und der Ausschnitt ist regelmäßig, rund resp. elliptisch. Das trifft aber nicht immer zu, die Septen sind häufig gebogen (Gramma-

tophora Fig. 94, *3*), die Öffnungen unregelmäßig, ganz einseitig gelegen usw., ja es können die Septa mehrfach durchbohrt sein usw., wie Otto Müller das gleichfalls schildert, auf dessen Arbeit ich hier verweise. Erwähnt aber muß noch werden, daß auch die Schalen bei manchen Spezies septenähnliche Fortsätze in den Zellraum entsenden. Die Kammerung desselben kann demnach eine sehr bunte sein.

Karsten unterscheidet die mit Septen versehenen Zwischenbänder als Zwischenschalen von den übrigen. Das mag für systematische Zwecke nicht übel sein.

Die Zwischenbänder sind vielfach in dem ganzen Umfang der Zelle geschlossen, sie verlaufen dann den Gürtelbändern — als Ringpanzer — völlig parallel, indes werden bei gewissen Arten auch Ringe oder ringähnliche Bänder gebildet, welche an einer Seite offen sind, darüber soll bei den Centricae berichtet werden. Doch sei hier auf die Gattung Surirella hingewiesen.

Bei Surirella elegans z. B. besitzt jede Theka ein schmales Gürtelband und ein breiteres Zwischenband. Beide sind an einer Seite offen. Die Öffnungen aber sind gegeneinander verschoben und werden zugedeckt durch zungenförmige usw. Fortsätze, welche vom Nachbarband ausgehen. Auch für andere Gattungen geben die oben genannten Verfasser etwas ähnliches an.

Die altbekannten Skulpturen in der Diatomeenmembran, die Netze, Streifen, Fiedern, Punktierungen usw. sind keineswegs einfache Gebilde, sie kommen, wie besonders Otto Müller dargetan hat, ganz allgemein dadurch zustande, daß der primären Zellhaut, der Grundmembran, welche in der Hauptsache glatt ist, Leisten, Kämme usw. aufgesetzt werden, und zwar sind solche je nach der Art bald nach außen, bald nach innen gekehrt.

Die berühmte und viel besprochene Pleurosigma hat bekanntlich drei „Streifensysteme“, welche durch Objektive verschiedener Güte sehr verschieden abgebildet werden. In Wirklichkeit aber handelt es sich um äußerst kleine sechsseitige Kammern, welche der Grundmembran etwa so aufgesetzt sind, wie das später für Triceratium u. a. zu beschreiben sein wird. Nach Otto Müller freilich sind die Kammern nach außen und nach innen offen, d. h. die Grundmembran ist in jeder Kammer geöffnet bzw. durchbrochen. Er schließt das aus Überflutungsversuchen, d. h. aus der Art des Eindringens verschiedener Substanzen in die Hohlräume. Ist das alles richtig, so wäre die Membran der Pleurosigma ein vollendetes Sieb. Vielleicht bringt man aber noch mehr heraus, wenn man mit Köhler ultraviolettes Licht verwendet.

Einen ganz anderen Typus stellen die Naviculeen dar. Hier ist Pinnularia mit seiner Fiederzeichnung immer das Paradigma gewesen. Während Pfitzer glaubte, daß die Fiedern Einsenkungen von der Oberfläche her seien, zeigten Otto Müller und Lauterborn, daß hier die Grundmembran nach außen hin völlig glatt ist, daß aber durch innere Leisten fingerförmige Kammern gebildet werden, in welchen durch einen ziemlich breiten Eingang das Plasma der Zelle von der Mittellinie her eintreten kann (vgl. Fig. 96, *5*). Andere Naviculeen werden sich ähnlich verhalten.

Auf den Gürtelbändern der Pinnularien finden sich sog. Nebenlinien, sie verlaufen in diesen der Länge nach, ungefähr dem freien Gürtelbandrande parallel und zeigen Querstreifung. Diese ist nach Otto Müller durch eine Furchung bedingt, nach Heinzerling aber sollen sie in der Struktur den Fiedern der Schalenseite gleichen.

In den Furchen wären Poren oder „Poroide“ (OTTO MÜLLER) gelegen, auch sonst kommen feine Poren vor, z. B. bei Epithemia u. a. Im Ganzen kann man aber wohl sagen, daß bei den pennaten Diatomeen die Poren klein und nicht häufig sind. Das steht im Gegensatz zu den Centricae, die mit größeren Öffnungen in der Haut reichlich versehen sind. Aber diesen fehlt die Raphe, die wohl vielfach die Funktion der Poren übernimmt.

Zum Studium der **Raphe** wenden wir uns am besten an Surirella, die relativ einfache Verhältnisse bietet, sie besitzt eine sog. Kanalraphe. Der Transversalschnitt der Zellen ist, wie wir schon auf S. 136 sahen, vierseitig (Fig. 95, *1*), die Schalenränder sind in ziemlich lange Flügel (*fl*) ausgezogen, letztere erweitern sich an ihrem Außenrand ein wenig zu einem plasmaführenden Kanale (*lk*), welcher den Flügelrand seiner ganzen Länge nach durchsetzt (Längskanal). Letzterer ist nach außen hin durch einen Spalt (*sp* Fig. 95, *2*) geöffnet. Dieser erscheint im Transversalschnitt der Zelle

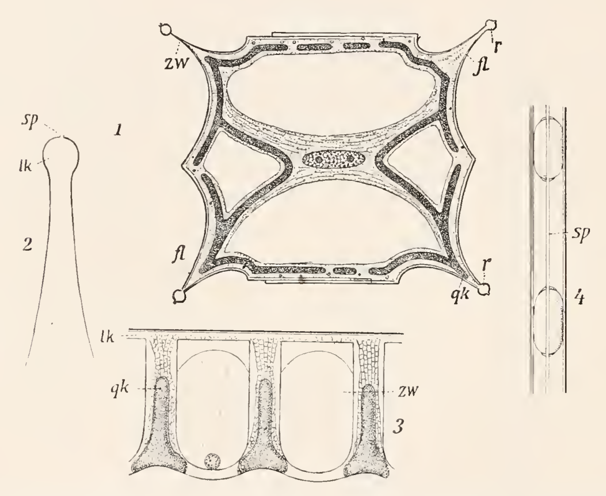


Fig. 95. *Surirella calcarata* n. LAUTERBORN. *1* Transversalschnitt. *2* Ein Flügel im Querschnitt, vergrößert. *3* Derselbe im Längsschnitt. *4* Derselbe von der Kante.

als ein einfacher Porus, in der Kantenansicht aber (Fig. 95, *3*) wird er als ein schmaler doppeltkonturierter Streif erkannt, der über die ganze Länge des Flügels verläuft (Fig. 95, *4*, *sp*). Das Plasma, welches im Längskanal vorhanden, kann durch diese Kanalraphe, wie sie OTTO MÜLLER genannt hat, mit der Außenwelt in Verbindung treten, andererseits besteht natürlich Kommunikation nach den zentralen Teilen der Zelle, denn in dem Flügel wechseln (Fig. 95, *3*) membranöse Zwischenstücke (*zw*) mit hohlen Querkanälen (*qk*) ab, welche direkt an den Längskanal anschließen. In die Querkanäle tritt aus der Zelle nicht bloß Plasma, sondern auch Fortsätze der Chromatophoren dringen in dieselben vor.

Nach den Angaben OTTO MÜLLERS besitzen die Nitschien und ihre Verwandten auf dem Kiel eine ähnliche Raphe, auch hier sind Querkanäle vorhanden.

Etwas komplizierter sind schon die Raphen der Epithemien und Rhopalodien, sie weisen zum Teil schon eigenartige Knotenbildung auf, aber den Höhepunkt der Entwicklung dürfte doch die Raphe bei den Naviculeen erreicht haben. Diese sog. Pinnularienraphe haben OTTO MÜLLER, LAUTERBORN und vor ihnen PFITZER genauer studiert.

Wir begnügen uns mit Andeutungen.

Bei Pinnularia treten in jeder Schale außer einem Mittelknoten (*ckn*) zwei Endknoten (*ekn*) auf und werden durch die wellenförmig (Fig. 96, *1, r*) verlaufende Raphe verbunden. Der Raphenspalt durchsetzt aber die Membran nicht einfach in senkrechter Richtung, vielmehr zeigen Querschnitte (Fig. 96, *5*) einen stark gebogenen Kanal an, d. h. die Spalte durchdringt

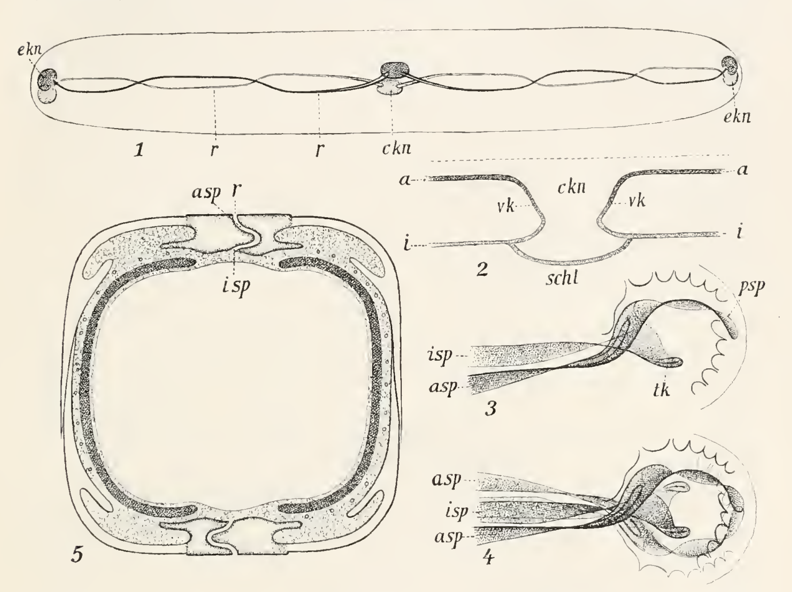


Fig. 96. *Pinnularia viridis* n. OTTO MÜLLER (*1—4*) und LAUTERBORN (*5*). *1* Schalen übereinander, um den Verlauf der Raphe zu zeigen. *2* Verbindung der Raphekanäle im Zentralknoten (Medianschnitt). *3* Endknoten mit Trichterkörper und Polspalte. *4* Dieselben Organe in Epi- und Hypotheka. *5* Transversalschnitt durch die Zelle. *ckn* Zentralknoten, *asp* äußerer, *isp* innerer Spalt, *ekn* Endknoten, *vk* Verbindungskanal, *schl* Schleifenverbindung, *r* Raphe, *tk* Trichterkörper, *psp* Polspalte.

die Schale erst schräg nach rechts, biegt dann um und geht ebenso schräg nach links oder umgekehrt. Das ist das einfachste Bild, es können noch kompliziertere vorkommen. Nach LAUTERBORN ist der ganze Spalt offen, nach OTTO MÜLLER aber wäre derselbe nach innen hin geschlossen. Dieser Autor unterscheidet dann einen äußeren (*asp*) und einen inneren (*isp*) Spalt.

Der äußere Raphenspalt (*a*) wird in der Nähe des Zentralknotens (*ckn*) (welcher eine Verdickung der Membran nach innen hin darstellt) zu einem Kanal (Fig. 96, *2*); dasselbe gilt vom inneren Spalt (*i*), und beide vereinigen sich durch den Verbindungskanal (*vk*), welcher den Knoten von außen nach innen durchsetzt (Fig. 96, *2*).

Da von beiden Enden der Zelle her ein Spaltenpaar (*a i, a i,* Fig. 96, *2*) an den Zentralknoten herantritt, enthält derselbe auch zwei Verbindungskanäle (*vk, vk*), diese aber werden dadurch miteinander vereinigt, daß ein offener Kanal schleifen- oder brückenähnlich unter dem Knoten her (*schl* Fig. 96, *2*) von einem zum anderen verläuft.

Am Zellende findet sich wiederum ein Knoten, in diesem geht die äußere Raphespalte in die Polspalte (*psp* Fig. 96, *3*) über, indem sie den Endknoten halbmondförmig unter mehrfachen Krümmungen umzieht. Die Endknoten sind hohle, nach auswärts wenig vorgewölbte Buckel der Zellwand, in diese ragt der sogenannte Trichterkörper (*tk* Fig. 96, *3*) hinein, d. h. eine schraubig gewundene Membranfalte, welche innen unter dem Endknoten endigt. Der Trichterkörper kommuniziert mit der inneren Spalte, Plasma kann aus dieser unter die Wand des Knotens treten und von dort durch die Polspalte nach außen gelangen. So die Darstellung von Otto Müller. Heinzerling hat in Einzelheiten widersprochen. Otto Müller hat erwidert. Die Dinge liegen danach in nebensächlichen Punkten noch nicht ganz klar.

Schon die Betrachtung einer Schale an den Endknoten zeigt die schraubige Anordnung der Spalten bei Pinnularia, beobachtet man aber beide Schalen im Zusammenhange (Fig. 96, *4*), so ergibt sich leicht, „daß jede halbe Schraubenwindung auf der oberen Schale durch die entgegengesetzt gewundene der unteren zu einer ganzen Windung ergänzt wird". Auch in den übrigen Teilen der Schalen sind die Raphen gekrümmt, so zwar, daß Epi- und Hypotheka entgegengesetzte Krümmungen aufweisen.

Wie weit sich die Raphen anderer Formen hier ausschließen, wie weit sie abweichen, müssen weitere Untersuchungen lehren. Betont sei aber nochmals (vgl. S. 135), daß die Raphen verschiederer Arten und Gattungen an verschiedenen Stellen der Zelle liegen, man wird danach die Raphediatomeen nicht direkt auseinander herleiten können, sondern annehmen müssen, daß die fraglichen Organe in verschiedenen Gruppen selbständig herausgebildet sind — sie sind ja ohnehin wohl relativ neue Bildungen, welche den ältesten Diatomeenformen nicht zukamen.

Eine Raphe kann wohl auch, phylogenetisch geredet, verschwinden; wenigstens sind so am einfachsten die Dinge bei Achnanthes und Cocconeis zu deuten, jenen Gattungen, welche nur auf einer Schale die Raphe, auf der anderen die Pseudoraphe führen. Ist nun auch hier die letztere in dieser Weise verständlich, so ist damit nicht gesagt, daß überall die Pseudoraphe (z. B. bei Synedra u. a.) ein reduziertes Organ sei.

Mit einiger Sicherheit läßt sich nachweisen, daß aus den Raphen heraus Plasma an die Oberfläche der Zellen tritt, und bezüglich der Poren kann man Analoges eventuell vermuten. Dies extramembranöse Plasma wird ganz allgemein den Stoffaustausch erleichtern, aber es ist fraglich, ob damit seine Funktion erschöpft ist. Das Plasma, welches die Raphen entsenden, wird meistens für die Bewegung der Diatomeen verantwortlich gemacht. Wie weit das berechtigt ist, wird weiter unten erörtert werden, wenn wir von Bewegung und Teilung reden.

Wir konnten nur einige Beispiele für die ungemein mannigfaltige Schalenstruktur, die von Otto Müller und Schütt viel erörtert wurde, anführen; sie werden aber genügen, zu zeigen, um was es sich im Prinzip handelt, und anzudeuten, daß noch vieles der Untersuchung harrt (s. auch Hartridge). Daß diese Schalenstrukturen seit alten Zeiten nicht bloß als Testobjekte für den Wert der Mikroskope benutzt wurden, sondern als Erkennungs- und Unterscheidungsmerkmal für Gattungen und Arten Ver-

wendung finden, ist jedermann bekannt. Dagegen ist auch nichts einzuwenden, so lange man die Schalen neben dem Inhalte betrachtet. Ganz unzulässig ist es aber, nur auf die Schalen sich zu verlassen und speziell auf kleinste Schalenunterschiede Spezies und Varietäten zu gründen. Doch das ist seit Jahrzehnten von PFITZER und vielen nach ihm gepredigt worden — das Beharrungsvermögen der Schalensystematiker aber ist völlig unerschüttert und wird auch kaum erschüttert werden durch den von KARSTEN neuerdings erbrachten Nachweis, daß bei Brébissonia Boeckii die Schalenstruktur nennenswert variieren kann, ohne daß danach eine Unterscheidung von Varietäten usw. möglich wäre. LAUBY berichtet über Veränderungen in der Zahl der Streifen, die im Lauf längerer Zeiten durch Veränderung der Umgebung an Roicosphenia curvata hervorgerufen wurden. Auch in kurzen Zeitabschnitten ist die Struktur der Wand und die Form der Zelle nicht unerheblich wandelbar. RICHTER sah in seinen Kulturen von Nitschia nicht bloß das, sondern er bemerkte sogar eine teilweise Auflösung der Kieselmembran. Die Siliziumverbindungen werden teilweise in die Zellen aufgenommen. Aus allem geht hervor, daß man sich die Haut der Diatomeen nicht als ein starres Kieselskelett vorstellen darf, wie es uns nach dem Ausglühen entgegentritt. Solange die Zelle lebt, dürfte der Inhalt auch auf die Wand wirken können.

Wir gehen auf die vielfachen Angaben über Entfernung der Streifen, Punkte usw. voneinander nicht ein und verweisen dieserhalb auf die systematischen Abhandlungen und die älteren Handbücher der mikroskopischen Technik.

Viele Diatomeen sitzen dauernd am Substrat fest, andere aber führen mannigfache Bewegungen aus.

Zunächst wiederholen sich nach KARSTEN bei manchen Naviculeen die Pendelbewegungen der Closterien. Die Zellen heften sich mit einem Ende fest, das andere aber pendelt frei im Wasser; auch können sich die Zellen überschlagen.

Häufiger sind die gleitenden Bewegungen, welche sowohl von ständig freien als auch von gestielten Arten ausgeführt werden. Die letzteren lösen sich dann natürlich vorher von der Gallerte los.

Ob alle diese Diatomeen völlig frei durchs Wasser schwimmen können wie eine Volvoxkugel, ist mehr als zweifelhaft, dagegen ist auf Grund der Angaben von MÜLLER, KARSTEN u. a. sicher, daß sie nicht bloß mit der Raphe-führenden Seite auf dem Substrat hinkriechen, sondern daß sie in jeder Lage über dasselbe hinweggleiten. PALMER legt besonderen Wert auf die Tatsache, daß viele Diatomeen nicht bloß auf horizontalen, sondern auch auf geneigten und vertikal stehenden Flächen hinkriechen, ja sich auf der Unterseite von Glasplatten (Deckgläschen usw.) bewegen können.

Eine eigenartige Gleitbewegung führt Bacillaria paradoxa aus (Fig. 97). In relativer Ruhe gleicht die Diatomee einer Rolljalousie (Fig. 97, *3*), beginnt aber die Bewegung, so verschieben sich die Einzelstäbchen rapide gegeneinander, sie geraten in Lagen wie z. B. Fig. 97, *2*, darauf folgt rückläufiges Gleiten, wiederum Bewegung nach der entgegengesetzten Richtung usw. Ein Zerfallen der Kolonie dürfte durch ganz dünne Gallerte verhindert werden. Noch mehr, die Kolonien sammeln sich zu Ketten, die bei Tage und bei Nacht ganz verschiedene Stellungen einnehmen (FUNK).

Die Bewegungen der Diatomeen sind in verschiedener Weise erklärt worden. NÄGELI und seine Nachfolger machten osmotische Ströme für die Lokomotion verantwortlich. Diese sollten, in bestimmter Richtung von der Zelle ausgestoßen, den Apparat in Bewegung setzen. Die Theorie dürfte kaum noch Anhänger finden.

Lange Zeit Geltung hat MAX SCHULZES Hypothese gehabt — auch heute wird sie z. B. noch von BERTHOLD und von PALMER verteidigt — wonach das aus der Raphe austretende Plasma das Hinkriechen auf dem Substrat bedinge. Das wäre eine modifizierte Amöben- oder Rhizopodenbewegung. SCHULTZES Auffassung ist aber ins Wanken geraten, seit man weiß, daß die Diatomeen auch auf dem Gürtelbande gleiten können, und so hat man der von OTTO MÜLLER aufgestellten Theorie vielfach zugestimmt. Sie ist sicher die bestdurchdachte. MÜLLER versuchte zudem die in Aktion tretenden Kräfte rechnungsmäßig festzulegen. Allein neuerdings mehren sich die Widersprüche, z. B. hat auch HEINZERLING Bedenken geltend gemacht. MÜLLER hat sich dagegen gewendet.

OTTO MÜLLER geht aus von dem Raphebau der Pinnularien und von der durch ihn erwiesenen schraubigen Anordnung aller Spalten. Dem stark beweglichen Plasma, welches aus der Zelle in die Spalten eintritt und in diesem zirkuliert, wird eine schraubenförmige Bewegung aufgezwängt, und

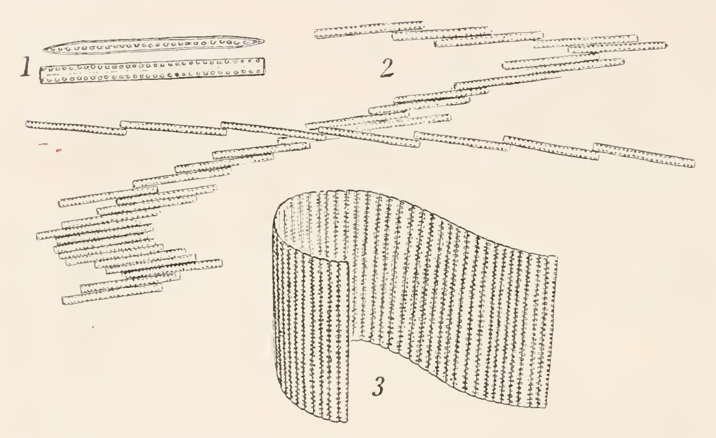


Fig. 97. *Bacillaria paradoxa* n. SMITH. *1* Einzelzellen. *2* Zellen aufeinander verschoben. *3* Zellen in gleichmäßiger Lagerung.

solche setzt sich auch fort auf Plasmateile, welche aus den Spalten mehr weniger weit hervortreten. Die Reibung dieser schraubig zirkulierenden, zähflüssigen Substanz am Wasser selber liefert nach OTTO MÜLLER die Kraft für die Vorwärtsbewegung der Zelle.

Etwas modifiziert ist diese Auffassung auch für Diatomeen mit Kanalraphe brauchbar; auch gerade verlaufende Plasmaströme können natürlich durch Reibung am Wasser Vorwärtsbewegung veranlassen. Ebenso zeigte MÜLLER, daß diese Theorie auch auf abweichende Fälle, wie Bacillaria paradoxa anwendbar ist — gerade im letzten Falle freilich, wie uns scheinen will, mit einigem Zwange.

Das Plasma, welches nach den Darlegungen MAX SCHULTZES, OTTO MÜLLERS und vieler anderer Beobachter aus den Spalten hervortreten muß, direkt sichtbar zu machen, ist kaum mit Sicherheit gelungen; auch die Versuche von HAUPTFLEISCH, durch Färbungen knopfähnliche Plasmafortsätze an den verschiedensten Stellen der Diatomeenzelle zu demonstrieren,

dürften mißglückt sein. — Otto Müller wenigstens führt die Angaben von Hauptfleisch auf allerlei Fehlerquellen zurück.

Indirekt dagegen läßt sich das Protoplasma durch Fremdkörper, welche an der Raphe von Pinnularien usw. auf- und abgeführt werden, ziemlich leicht demonstrieren. Schon seit geraumer Zeit wurden erfolgreiche Versuche mit Karminkörnchen gemacht, welche man dem Wasser zusetzte.

Neuerdings haben dann Bütschli und Lauterborn Versuche mit Tuscheemulsion gemacht und hierbei ein Verfahren geschaffen, das die Strömungen an den Zellen besonders klar legt.

Pinnularien, in die Tuscheemulsion hineingelegt, lassen einen hellen Hof erkennen (Fig. 98, *1*), der, nach seinem Verhalten gegen Farbstoffe zu schließen, im wesentlichen durch Gallerte gebildet wird.

Sind die Pinnularien in Bewegung, so resultiert das Bild Fig. 98, *2*, *3*, d. h. die Tuschekörner geraten am Vorderende in wirbelnde Bewegung, gleiten dann ungefähr der Raphe parallel nach rückwärts, nähern sich hier der vorderen Öffnung im Zentralknoten, ballen sich dort und werden in Fadenform nach rückwärts abgestoßen. Fig. 98, *2* zeigt, daß der Tuschestrom sich nur in mäßiger Breite über die Raphe hinzieht. Otto Müller findet in diesen Vorgängen eine Bestätigung seiner Theorien. Lauterborn dagegen hat das Phänomen zunächst benutzt, um darauf die Annahme zu gründen, daß der Rückstoß des Fadens die Kraft für die Bewegung der Diatomee liefere, hat aber später dieses für minder wichtig erklärt und sich dann der Müllerschen Erklärung mit einigen Modifikationen angeschlossen.

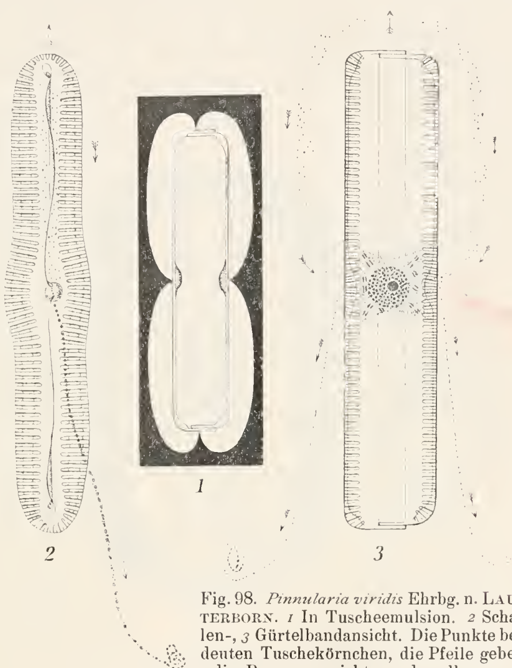


Fig. 98. *Pinnularia viridis* Ehrbg. n. Lauterborn. *1* In Tuscheemulsion. *2* Schalen-, *3* Gürtelbandansicht. Die Punkte bedeuten Tuschekörnchen, die Pfeile geben die Bewegungsrichtung derselben an.

Müller macht es weiter sehr wahrscheinlich, daß die Hauptmasse des hellen Hofes sehr weiche Gallerte darstelle, und daß nur eine sehr dünne Plasmamasse in unmittelbarer Nähe der Raphe verlaufe. Von dieser aus werde dann erst der Schleim allmählich gebildet und zwar während der Bewegung, in der Ruhe sei er nicht vorhanden. Der Faden, erklärt

Müller, entstehe dadurch, daß Schleim die Körnchen verklebe, während Lauterborn einen völlig festen Gallertfaden annimmt.

Pénard wieder erklärt den Faden für ein nebensächliches Produkt und macht breite Gallertmassen für die Bewegung verantwortlich, welche am vorderen Knoten ausgeschieden werden, um dann zum mittleren und hinteren zu verlaufen. Wenn ich ihn recht verstehe, wäre die Sache ähnlich wie bei den Desmidiaceen.

Nicht alle beweglichen Diatomeen (nicht einmal alle Naviculeen) bilden diesen Gallerthof aus, bei vielen tritt die Tuscheemulsion ganz nahe an die Raphe und demnach direkt an das Plasma heran und dokumentiert hier eine Bewegung an derselben.

Lauterborn möchte annehmen, daß die Raphen kein Plasma, sondern Schleim enthalten. Diese an sich schon wenig plausible Annahme widerlegte Palmer für Surirella durch Färbungen, wie auch durch den Nachweis Bütschlischer Körnchen, welche in der Raphe entlang geführt werden und aus den Querkanälen in diese eintreten.

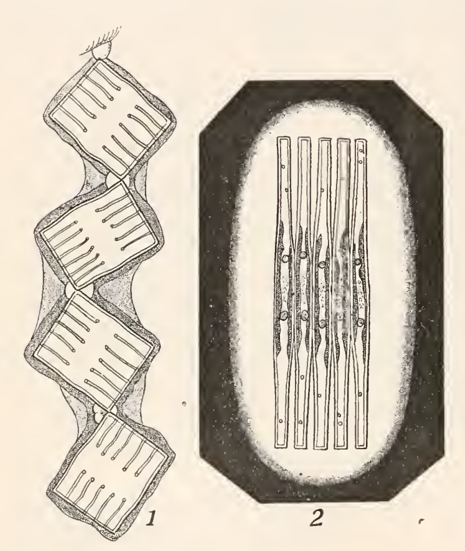


Fig. 99 n. Schroeder. *1 Tabellaria flocculosa* Kütz. *2 Fragilaria crotonensis* Kitt mit Gallerthüllen resp. -Häuten.

Mit Jacksons Meinung, wonach die in der Photosynthese gebildeten Sauerstoffmassen in bestimmter Weise aus den Zellen austreten und damit die Bewegung hervorrufen, dürfte sich kaum jemand befreunden.

Nach dem, was wir auf S. 137 über die Diatomeenkolonien gesagt haben, ist es klar, daß man Gallertstiele (Gallertbasale) diejenigen Schleim- oder Gallertfäden nennen kann, welche die Bacillariaceenzellen mit dem Substrat verknüpfen; Gallertbänder (Gallertinterkalare) vereinigen zwei gleichnamige Zellen, und Gallerthüllen umschließen ein oder mehrere Individuen ganz oder doch zu einem erheblichen Teile. Die in Klammern gesetzten Namen rühren von Schroeder her; ich halte sie indes für entbehrlich.

Dieser Autor hat wie bei den Desmidiaceen auch hier die Gallerthüllen mit Hilfe von Tusche sichtbar gemacht und aus seinen, wie aus den Beobachtungen älterer Forscher ergibt sich, daß nicht alle Diatomeen mit diesen Gebilden ausgestattet sind, und daß auch diejenigen Formen, welche den Schleim meistens führen, zeitweilig davon frei sein können. Die Gallerte tritt als Hülle besonders dann auf, wenn die Auxosporenbildung beginnt, sie sorgt für Verbindung der kopulierenden Zellen, aber natürlich fehlt sie auch vegetativen Zellen nicht, z. B. hüllt sie die Kolonien der Fragilaria (Fig. 99, *2*) völlig ein. In anderen Fällen spannt sich Schleim

sogar in verschiedener Schichtung und in verschiedener Dichtigkeit zwischen den Einzelzellen aus (Fig. 99, *1*); das ist bei Tabellaria schon sehr deutlich und noch auffälliger dürfte diese Erscheinung (nach Voigt) bei Asterionella sein, bei welcher Gallertmembranen zwischen den radiär ausstrahlenden Zellen einer Kolonie ausgespannt sind. Das Ganze gleicht damit einem ausgespannten Fallschirme (s. u. Plankton), und die Sache wird noch kompliziert dadurch, daß die zarten Gallertmembranen von derberen Strängen in tangentialer Richtung durchzogen werden. Diese von Voigt zeitweilig als Plasma angesprochenen Stränge dürfte man mit Schroeder eher als Gallertmassen betrachten.

Otto Müller fand in gewissen Fällen eine Stäbchenstruktur der Schleimhüllen wie bei den Desmidiaceen, er glaubt aber nicht, daß bestimmt geformte Poren für den Austritt derselben verantwortlich gemacht werden müssen, wie Hauptfleisch das will.

Dagegen ist kaum mehr bestritten, daß alle Gallertbänder und Stiele, überhaupt alle derberen Fäden dieser und ähnlicher Art aus bestimmt geformten Gallertporen hervorgehen, ganz ähnlich wie bei den Desmidiaceen.

G. Karsten hat wohl zuerst für Brébissonia einen Gallertporus genauer beschrieben; Otto Müller hat dann ausführlichere Untersuchungen angestellt.

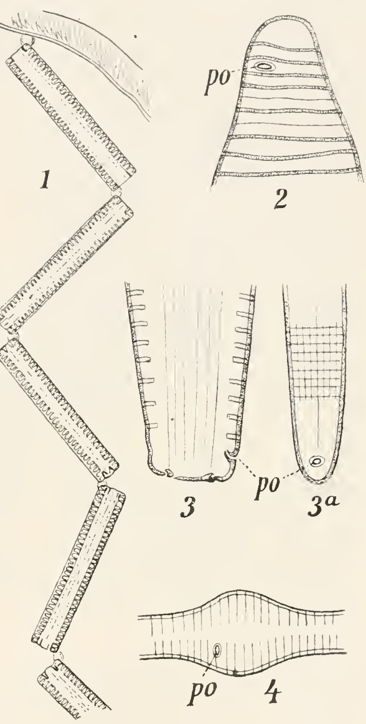


Fig. 100. *1 Diatoma vulgare* Bor. n. Smith. *2* Stück einer Schale. *3 Licmophora*, Gürtelbandseite. *3a* Dieselbe, Schalenseite. *4 Tabellaria fenestrata*, Schalenstücke. *po* Gallertporus. *2—4* n. Otto Müller.

An den Zickzackketten von Diatoma läßt sich die Sache gut demonstrieren. Jede Zelle trägt oder berührt zwei Gallertbänder und diese stehen einander diagonal gegenüber, wenn man eine Gürtelbandansicht des Ganzen vor sich hat (Fig. 100, *1*). Genaue Untersuchung lehrt, daß dementsprechend Gallertporen vorhanden sind. Diese haben (Fig. 100, *2*) eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Hoftüpfel, sie liegen an den Zellenden ein wenig seitwärts von der Mediane. In jeder Zelle sind aber nur zwei solcher Pori gegeben, jede Schale besitzt einen, und zwar sind die Poren in Epi- und Hypotheka ebenso diagonal gestellt wie die in Fig. 100, *1* gezeichneten Gallertbänder.

Wie Diatoma verhalten sich viele kettenbildende Diatomeen, doch hat z. B. Grammatophora auf jeder Schale zwei Poren.

Von Interesse ist, daß Tabellaria (Fig. 100, *4*) außer den Endporen noch in der Mitte der Schale ein ähnliches Organ besitzt. Otto Müller glaubt, daß dasselbe die Kittsubstanz für die Verbindung der Zellen liefere.

Die polsterbildenden Synedren führen auf jedem Schalenende einen Porus. Die stielbildenden Licmophoren aber zeigen nur einen Porus am Fußpol einer Schale (Fig. 100, *3*). Auch dieser genügt natürlich. Andere Formen verhalten sich nachweisbar oder wahrscheinlich ähnlich und bieten prinzipiell kaum etwas neues.

Die Poren stellen nicht immer, aber doch häufig hohle Fortsätze (Dornen) dar, welche von der Membran nach innen zu gebildet werden (Fig. 100, *3*).

Die „Verzweigung“ der Gallertstiele steht fast selbstverständlich mit der Zellteilung in engem Zusammenhange. Jede junge Zelle bildet eben ihren eigenen Stiel aus und trennt sich damit von ihrer Schwesterzelle. Ausgeschlossen ist natürlich auf der anderen Seite nicht, daß mehrere Schwesterzellen einen gemeinsamen Stiel ausbilden.

Die Substanz der Stiele ist in konzentrierter Schwefelsäure löslich und speichert reichlich Farbstoffe auf. Im übrigen ist die Zusammensetzung nicht ganz klar, und unsicher ist auch, ob der Gallertmasse noch eine spezifische Struktur zukomme. Manche Angaben weisen darauf hin, doch fehlt die Durcharbeitung der Frage.

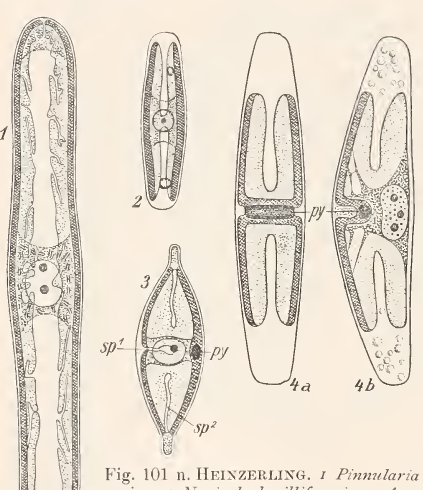


Fig. 101 n. HEINZERLING. *1 Pinnularia major. 2 Navicula bacilliformis. 3 Anomoeoneis. 4 Cymbella gastroides. a* vom Rücken, *b* von der Flanke, *py* Pyrenoid, *sp* Spalten.

Die Chromatophoren der pennaten Diatomeen auf einen einzigen Typus zurückzuführen, ist kaum möglich. Wir greifen einige Beispiele heraus; zu erschöpfen ist die Sache nur durch systematische Behandlung aller Gattungen. Besonders MERESCHKOWSKY, KARSTEN und HEINZERLING haben damit den Anfang gemacht. Wir folgen im wesentlichen dem letzteren, der auch die älteren Angaben sichtete. Im allgemeinen herrschen Plattenchromatophoren vor. Bei Pinnularia und Navicula sind sie in Zweizahl vorhanden. Parallel der Mediane liegen sie rechts und links dem Gürtelband an und reichen so von einem Endknoten bis zum anderen. Fig. 96, *5* zeigt den Querschnitt und man erkennt, daß die Farbkörper auf die Schalenseiten umbiegen. Sie erreichen aber die Raphe nicht und so kommt eine Ansicht wie Fig. 101, *1* zustande. In dieser fällt der farblose Raum inmitten der Zelle, d. h. längs der Raphe auf. Solche Anordnung kehrt in vielen Gattungen wieder. Pyrenoide sind nicht nachweisbar.

Bei manchen Navicula-Arten (Fig. 101, *2*) sind die beiden Seitenplatten durch einen schmalen Quersteg verbunden, welcher unter dem Mittelknoten der Epitheka herläuft. So handelt es sich hier eigentlich um ein tief geteiltes Chromatophor, das seine Lappen den Gürtelbändern anschmiegt.

Bei Anomoeoneis (HEINZERLING) ist die Sache schon bunter. Hier tritt ein Pyrenoid (*py* Fig. 101, *3*) scharf hervor, dieses liegt nahe der einen Gürtelbandseite inmitten des Chromatophors, das mit seinem Mittel-, sagen wir Rückenstück ebenfalls dem Gürtelband anliegt. Nun greifen von diesem Rücken her Lappen über die ganzen Schalenseiten hinweg bis auf die entgegengesetzte Gürtelbandseite hinüber, um sich (an der Bauchseite) fast zu berühren. Die Symmetrieverhältnisse des Chromatophors sind also ganz andere als die der Zellwand. Der Farbkörper wird durch Spalten geteilt. Ein Paar von solchen dringt quer, ungefähr bis zur Zellmitte vor (sp_1) (Fig. 101, *3*), je eine Spalte (sp_2) reißt von den Spitzen her die den Schalen anliegenden Lappen ein und endlich wird die Rückenseite durch Risse zer-

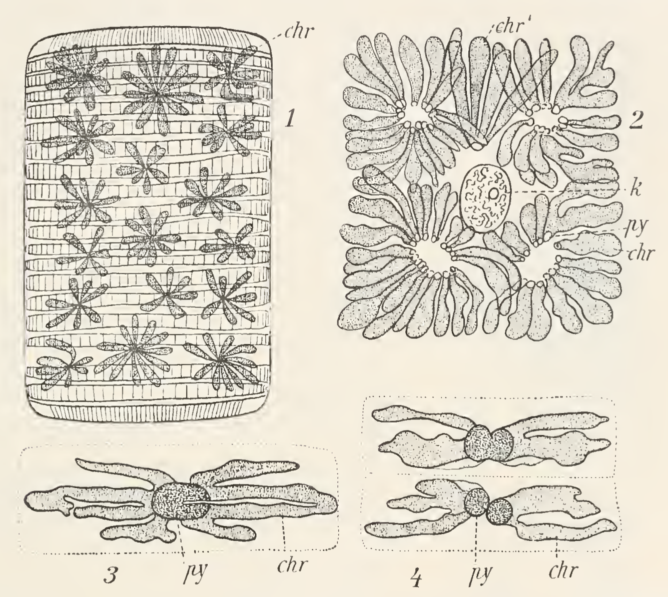


Fig. 102 n. G. KARSTEN. *1 Rhabdonema arcuatum;* ganze Zelle, vergr. *2* Stück aus derselben, stärker vergr. *3, 4* Chromatophoren von *Grammatophora marina* nach Entfernung der Zellwände usw. Bezeichnungen wie üblich.

legt, welche in der Nähe der Pyrenoide beginnen und von dort gegen die Zellenden hin ziehen.

Cymbella ist ähnlich. Auf der Rückenseite der Zelle (Fig. 101, *4, 5*) liegt auch die Rückenseite des Chromatophors, dieses entsendet, genau wie vorher, Lappen über die Schalen zur Bauchseite. Die Lappen sind längs gespalten. Das Pyrenoid aber rückt in einer Falte gegen die Mitte der Zelle vor (*py* Fig. 101, *5*).

Besonders auffallend ist das Chromatophor von Surirella dadurch, daß es sich dem Zellenbau weitgehend anpaßt. Es besitzt ein **H**-förmiges Mittelstück, welches im optischen Längsschnitt (Fig. 92, *2*) leicht erkannt wird. Vor den beiden Schalen verbreitert sich das **H**-Stück zu breiten Platten, welche auf die Gürtelseiten übergreifen und hier in unregelmäßige Lappen

(Fig. 92, *1*) gespalten sind. An der Umbiegungsstelle der Chromatophoren, d. h. vor den Flügeln *(fl)* der vierseitigen Zelle sind nun den ersteren Reihen von Zapfen aufgesetzt, von denen je einer in einen der hier vorhandenen Flügelkanäle eindringt (Fig. 92, *1, 3*).

Nachzutragen ist noch, daß die Verbindung des **H**-Stückes mit den wandständigen Platten nicht so einfach ist, wie es nach dem oben Gesagten scheinen möchte. Doch braucht das alles um so weniger erörtert zu werden, als aus Fig. 92, *3* das Wesentliche erkennbar ist. Pyrenoide sind reichlich in den einzelnen Lappen des Chromatophors zu finden, sie wurden in der Zeichnung nicht mit berücksichtigt.

Solche Organe treten bei gewissen Formen auffallend in den Vordergrund. Grammatophora marina führt z. B. nach Karsten ein gelapptes Chromatophor mit einem großen Pyrenoid in der Mitte (Fig. 102, *3, 4*). Striatella unipunctata hat nach Schmitz (Fig. 103) beiderseits des Zellkerns je ein flaches Chromatophor. Nahe dem Kern liegt ein halbkugeliges Mittelstück und von diesem gehen zahlreiche Bänder strahlig aus. An der Basis jedes Bandes liegt ein Pyrenoid. Die Halbsterne können gelegentlich in Viertelsterne zerfallen, ja es isolieren sich Teilstücke, welche nur 1—3 Strahlen usw. enthalten.

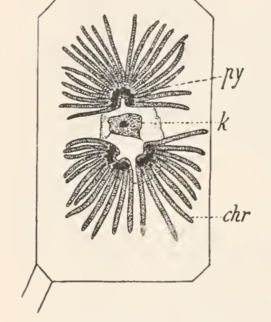


Fig. 103. *Striatella unipunctata* n. Schmitz.

Dieses Verhalten führt dann direkt hinüber zu demjenigen der Rhabdonemen.

Sie besitzen keilförmig-lappige Chromatophoren, welche sternförmige Gruppen bilden und auch an der Spitze der Keile je ein Pyrenoid führen. Rhabdonema minutum enthält nur einen solchen Stern in jeder Zelle, Rhabdonema arcuatum (Fig. 102, *1, 2*) aber deren mehrere. Karsten hat sicher recht, wenn er je eine Sterngruppe auf ein einheitliches Chromatophor zurückführt, das später zerschnitten wurde.

Bei den Gattungen und Arten, bei welchen der Hohlraum der Zelle durch Septen gekammert ist, passen sich die Chromatophoren dieser Kammerung häufig an, indem sie in die verschiedenen Räume Lappen entsenden.

Besonders lehrreich sind die Pleurosigmen. In einer Gruppe von Arten haben wir die der Gürtelbandseite anliegenden Platten, welche die Raphe frei lassen, wie bei Pinnularia (Fig. 104, *1*). In gewissen Fällen aber (Fig. 104, *2*) tritt eine Querteilung ein, so daß 2 Plattenpaare zustande kommen.

Eine zweite Gruppe von Pleurosigma-Spezies zeigt vier bandförmige Chromatophoren, eine dritte wieder besitzt deren nur zwei, aber diese sind bandförmig und ziemlich kompliziert gewunden. Von der Gürtelbandseite her erkennt man eine mittlere große und zwei seitliche kleinere Schleifen (Fig. 105, *3*). Diese greifen dann auf die Schalenseiten über, jedoch so, daß Epi- und Hypotheka ein verschiedenes Aussehen erhalten (Fig. 105, *1, 2*).

In diese Chromatophoren sind Pyrenoide in ziemlich erheblicher Zahl und in regelmäßigen Abständen eingelagert.

Die Bänder zerfallen nun (Fig. 105, *4*) bei einigen Arten in kleinere, verschieden große Stücke, und solche Fälle führen hinüber zu einem vierten Typus, in welchem (Fig. 105, *5*) zahlreiche Linsenchromatophoren gegeben sind, wie wir sie bei zahlreichen Chlorophyceen finden.

Auch in anderen Gattungen kehren diese Plättchen wieder, z. B. bei Synedra, Licmophora, Achnanthes usw., doch brauchen sie ebensowenig wie bei Navicula die einzige in der Gattung vertretene Chromatophorenform zu sein.

Die Farbstoffkörper und deren Teilungen sind meistens für die Gattungen und Spezies charakteristisch, und so bieten sie neben den Schalen ein Erkennungsmittel, das niemals vernachlässigt werden sollte; es ist aber kaum zulässig, danach in erster Linie die Gattungen zu gruppieren, wie das E. Ott und Mereschkowsky versucht haben. Karsten macht richtig darauf aufmerksam, daß ein solches Vorgehen ebenso einseitig ist, wie die ausschließliche Benutzung der Schalenstruktur zu dem gleichen Zwecke.

Über die Farbstoffe, welche bei den Diatomeen das Chlorophyll begleiten, berichten wir ebenso wie über die Assimilate im allgemeinen Teil, und bemerken hier nur, daß besonders Öl als Assimilationsprodukt resp. als Reservestoff auftritt und sich gelegentlich (z. B. in den Kulturen verschiedener Art) in großen Massen aufhäuft (s. a. Richter).

Natürlich sind die Diatomeen befähigt, allein aus Kohlensäure und anorganischen Salzen ihre Leibessubstanz aufzubauen; allein man hat vielfach die Erfahrung gemacht, daß sie verunreinigte Wässer dem relativ reinen Schlamm, Schlick oder Sandboden vorziehen, und daraus geschlossen, daß sie wohl auch organische Substanz verarbeiten können (s .Miquel). Karsten wies das direkt nach, indem er Nitschien, Naviculen usw. in Lösungen von Traubenzucker mit und ohne Glykokoll usw. zog. Karsten hatte keine bakterienfreien Kulturen, Richter, Chodat, Pringsheim, Meinhold u. a. besaßen solche und bestätigten die früheren Angaben. Diese Diatomeen wachsen auf solchen Substraten freilich auf die Dauer nur im Licht, im Dunkeln können sie sich nach Richter noch etwas vermehren, stellen aber dann das Wachstum ein, ohne freilich zugrunde zu gehen.

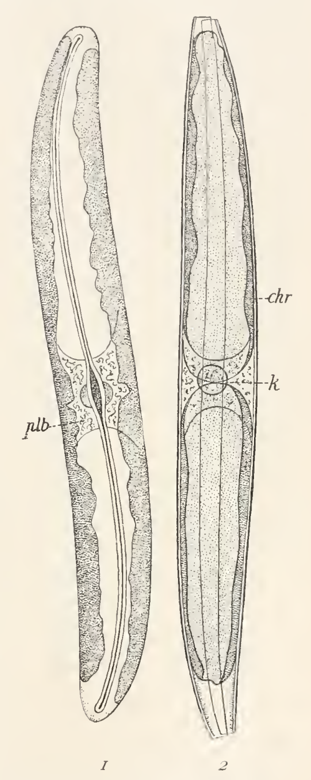


Fig. 104. *Pleurosigma Spenceri* n. G. Karsten. *1* Von der Schalen-, *2* von der Gürtelbandseite. *plb* Plasmaband, *chr* Chromatophor, *k* Kern.

Die Angaben von Karsten und Benecke lauten ein wenig anders, lassen sich aber wohl mit denen Richters in Einklang bringen. Karsten fand weiter in den organisch ernährten Diatomeen eine Reduktion der Chromatophoren; diese wurden erheblich kleiner, oder verblaßten gar, aber sie wurden regeneriert, wenn die Zellen in anorganische Nährlösung übertragen wurden. Richter freilich bestreitet das, er meint, die beigemengten Bakterien hätten pathologische Prozesse hervorgerufen, denn in absoluten Reinkulturen fand er nichts, was auf solche Dinge hinweisen könnte. Heinzerling wieder sah in den normal ernährten Zellen der Nitschia commutata

normale Chromatophoren, in den anderen Leukoplasten. Ist diese und KARSTENS Angabe richtig, so hätten wir ein Seitenstück zu dem, was KLEBS und ZUMSTEIN an Euglenen, andere Autoren an anderen niederen Organismen beobachteten, außerdem leiten die Befunde hinüber zu den Beobachtungen über völlig farblose Diatomeen.

Seit COHN haben DE VRIES, KLEBS, PROVAZEK u. a. diese Formen gelegentlich erwähnt. BENECKE und dann RICHTER haben sie genauer studiert und auch die Literatur bearbeitet. Es handelt sich in erster Linie um Nitschien (N. putrida), welche nach den genannten Beobachtern ihre Chromatophoren völlig eingebüßt haben.

Auf alle Fälle sind diese Diatomeen auf organische Ernährung in den Kulturen, auf saprophytische Lebensweise im Freien durchaus angewiesen. Sie leben demnach besonders dort, wo sich Fäulnisprozesse im größeren Umfange abspielen, z. B. in dem bekannten „toten Grunde“ des Kieler Hafens usw. sowie in verunglückten Algenkulturen.

Das Plasma der Diatomeen bildet einen Wandbelag, dem natürlich die Chromatophoren in der Hauptsache eingelagert sind. Bei den zugespitzten Formen bilden sich mit Vorliebe etwas größere Ansammlungen an den Zellenden, und bei den weitaus meisten Arten ist seit alters (PFITZER, LAUTERBORN, HEIZERLING u. a.) eine Plasmabrücke bekannt, welche ungefähr von einer Schalenmitte zur anderen zieht (Fig. 104, 105 u. a.) und damit den Vakuolenraum annähernd in zwei gleiche Teile zerlegt (Fig. 101). Abweichungen in Gestalt von Säulen, Zapfen usw. kommen vor (s. HEINZERLING). Von der Brücke ausgehend können dann noch verschiedene Plasmastränge und Bänder die Vakuolen durchsetzen, auch werden Fasern usw. außerhalb und innerhalb der Chromatophoren beschrieben. Das Plasma zeigt nicht selten strömende Bewegungen, die u. a. bei Nitschia verfolgt wurden.

Die Plasmaverteilung weist dem fast immer in Einzahl vorhandenen Kerne seinen Platz an; wir finden ihn mitten in der Brücke derart gelagert, daß er von allen homologen Punkten der Membran annähernd gleich weit entfernt ist.

Der Nucleus ist häufig rund, häufig nierenförmig usw., er besitzt den üblichen Aufbau, auch Nukleolen fehlen nicht.

Neben dem Kerne, bei Surirella in der Einbuchtung derselben, ist bei einigen großen Arten besonders durch LAUTERBORN, KARSTEN, HEINZERLING u. a. ein Centrosoma nachgewiesen worden (Fig. 92, *2*, S. 136), bei anderen konnte man es bislang nicht wahrnehmen, an seiner Existenz ist aber kaum zu zweifeln. In der Umgebung des Kernes finden sich häufig Doppelstäbchen, nach HEINZERLING Doppelplatten (Fig. 101, *1*), welche nach allen Richtungen von ihm ausstrahlen; sie scheinen in Verbindung zu stehen mit feinen Plasmafädchen, welche sich gegen die Chromatophoren fortsetzen und schließlich auf der Außenseite dieser verlaufen. Was die Stäbchen bedeuten, ist unklar, KARSTEN und HEINZERLING sahen sie während der Kernteilung nicht mehr, LAUTERBORN dagegen beobachtete sie ständig. Ob sie Reservestoffe darstellen, bleibt einstweilen unsicher.

Im Plasma verteilt findet sich ferner das bereits erwähnte Öl in Gestalt von Kugeln. Aber nicht alles, was man in den Diatomeenzellen früher für Öl ansprach, stellt ein solches dar, sondern ein Teil der alten „Öltropfen“ bildet die BÜTSCHLIschen Körperchen (nach LAUTERBORN), welche sich besonders dadurch kennzeichnen, daß sie Methylenblau in der lebenden Zelle speichern und daß sie in Äther und Alkohol unlöslich sind. Nach ARTHUR MEYER und HEINZERLING handelt es sich um zähflüssige

Gebilde des Volutins, die auch Doppelbrechung zeigen. Sie liegen teils in den Vakuolen, teils im Plasma und mit diesem führen sie in manchen Fällen, in welchen sie in Mehrzahl auftreten, innerhalb des Plasmas gleitende Bewegungen aus, in anderen Fällen z. B. bei Cymbella und Navicula, liegen sie fest und dann beobachtet man nur ihrer zwei (s. a. MERESCHKOWSKY).

Besonders in Austernbassins, doch auch an anderen Orten, fanden zahlreiche Beobachter eine blaue Diatomee, Navicula ostrearia. Sie tritt so massenhaft auf, daß sie eine blaugrüne Wasserfarbe hervorrufen kann, außerdem sitzt sie auf den Austernschalen, in deren Spalten usw. und kann auch auf bestimmte Algen, z. B. auf Liebmannia Leveillei gehen; ohne indes andere ähnliche oder verwandte Algen zu besiedeln. Der blaue Farbstoff ist dem Protoplasma zumal an den Zellenden eingelagert, er hat nach

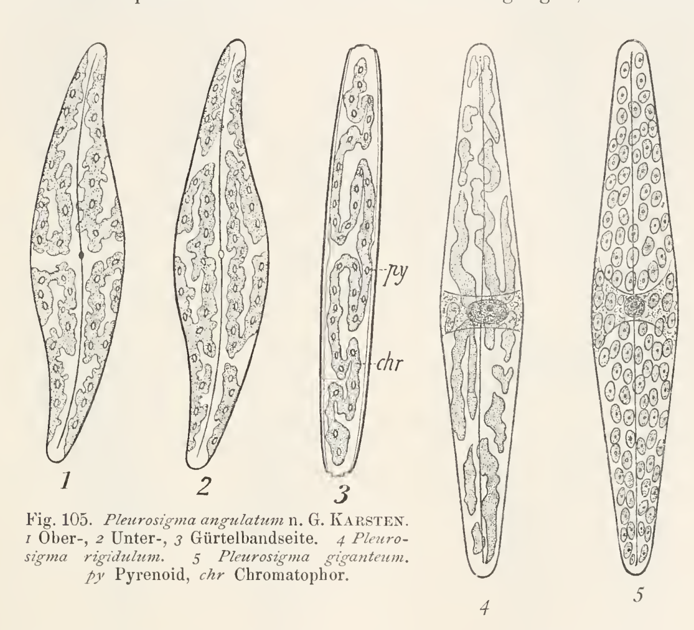


Fig. 105. *Pleurosigma angulatum* n. G. KARSTEN. *1* Ober-, *2* Unter-, *3* Gürtelbandseite. *4 Pleurosigma rigidulum.* *5 Pleurosigma giganteum.* *py* Pyrenoid, *chr* Chromatophor.

BOCAT mit den Phycocyan nichts zu tun, er ist ein Eiweißstoff. Nach SAUVAGEAU werden die blauen Diatomeen von den Austern aufgenommen und geben ihren Farbstoff in bestimmter Weise an diese ab. SAUVAGEAU hat die Literatur über diese Frage, die zu mancherlei Kampf Veranlassung gab, zusammengestellt. Ich verweise auf ihn wie auf RAY, LANKASTER, PETERSEN, FUNK und MOLISCH.

RICHTER sah in den Kulturen der Nitschia einen braunen Farbstoff auftreten, wenn diese bei Sauerstoffabschluß gehalten wurden.

Der Turgordruck der Diatomeenzelle beträgt drei bis fünf Atmosphären, kann aber z. B. bei Melosira erheblich gesteigert werden. Darüber wolle der Leser das weitere in dem Kapitel nachsehen, welches den Turgor allgemein behandelt. Hier wäre mit einigen Forschern nur zu fragen, weshalb der Innendruck der Zelle die Gürtelbänder nicht auseinander schiebt.

Vielfach wird angenommen, daß die Reibung der Bänder aneinander für den Zusammenhalt genüge. Dann scheint mir aber doch die Frage berechtigt, welche Faktoren die Reibung vermindern, wenn die Teilung beginnt, während welcher ja, wie wir noch sehen werden, die Gürtelbänder aneinander vorbeigleiten. Die Sache ist unklar, und ich glaube, man wird auch hier ohne eine „Kittsubstanz" nicht auskommen.

Zu fragen wäre auch, ob und wie der Turgor sich vor und während der Auxosporenbildung verändert. Sinkt er, wie das bei den Conjugaten

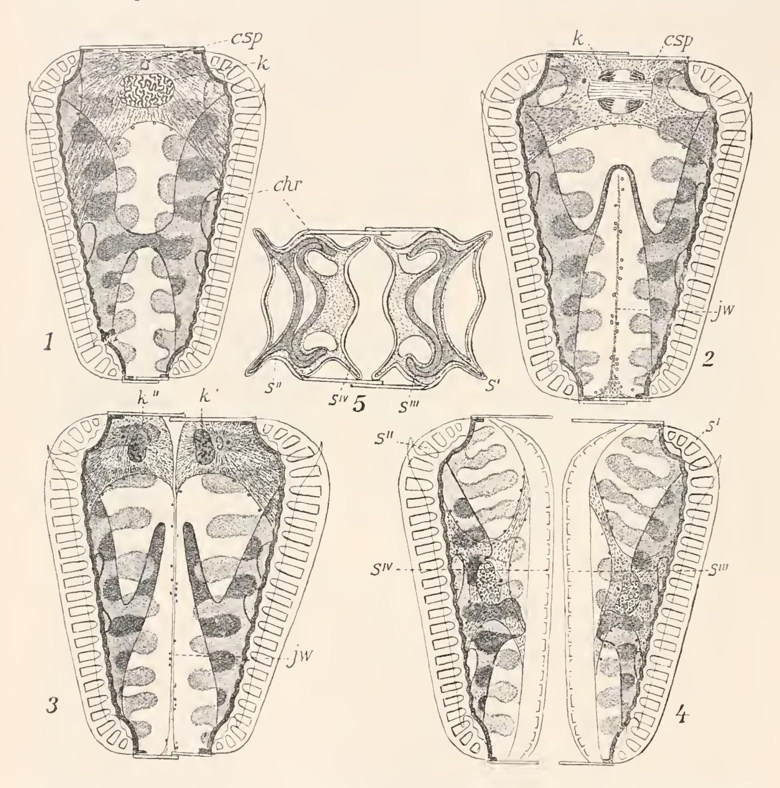


Fig. 106. *Surirella calcarata* n. LAUTERBORN. Zellteilung. *1* Wanderung des Kernes an den einen Pol der Zelle. *2* Kernspindelbildung und erste Anlage der jungen Wand. *3* Zerlegung des Zellinhaltes vollendet. *4* Beginnende Ausbildung der Schalen. *5* Schalen vollendet, Gürtelbänder fehlen noch. s^{I} s^{II} alte, s^{III} s^{IV} junge Schalen. *jw* Junge Wand, *k* Kern, *chr* Chromatophor, *csp* Zentralspindel.

nachgewiesen ist, dann müßte auch diese Tatsache bei der obigen Erörterung in Rechnung gezogen werden.

Die Teilung der Diatomeenzelle geht mit der Kernteilung Hand in Hand. Sie wurde an Surirella am eingehendsten von LAUTERBORN, dann von KARSTEN studiert und mag für diese zunächst geschildert sein. Plasma

und Kern wandern an das breitere Ende der Zelle (Fig. 106, *1*), der Kern lockert sich und gleichzeitig tritt außerhalb desselben die erste Anlage der Zentralspindel auf (Fig. 106, *1*), sie geht aus dem Centrosoma hervor, das sich — nach LAUTERBORN — zu diesem Zwecke teilt. Die Zentralspindel dringt später in den Kern ein, die Chromosomen ordnen sich um sie, gleiten zu den Polen (Fig. 106, *2*) und formieren sich zu den Tochterkernen wesentlich in bekannter Weise. Neue Centrosomen werden aus den Enden der Zentralspindel gebildet (Fig. 106, *3*). VAN WISSELINGH findet im wesentlichen dasselbe, nur konnte er die Chromosomen nicht so deutlich wahrnehmen wie LAUTERBORN.

Schon während der Wanderung der Chromosomen an die Pole wird die Zellwand angelegt; sie entsteht als plasmatische Platte am schmalen Zellende und schreitet gegen das breitere vor (Fig. 106, *2*). Die Chromatophorenbrücke wird schließlich zerschnitten, und endlich wird auch die Zentralspindel in zwei Hälften zerlegt. In der Plasmalamelle differenzieren sich dann (Fig. 106, *3*) die beiden jungen Zellwände, welche zunächst ganz gerade resp. flach sind. Später aber beginnt ein Wachstum derselben und es werden zunächst die Skulpturen der Schale herausmodelliert (Fig. 106, *4*, *5*), während der Kern wieder in die Mitte rückt.

Das neue Gürtelband entsteht ziemlich spät (es ist z. B. in Fig. 106, *5* noch nicht vorhanden). Dasselbe legt sich immer der Innenseite des älteren an, und so steht als allgemeines Gesetz fest, daß die Epitheka stets dem älteren, die Hypotheka aber dem jüngeren Teil einer Zelle entspricht.

Nach den verschiedenen Autoren enthält schon die junge Membran etwas Kieselsäure, da sie sich aber nachher noch verändert und in die Fläche wächst, kann der Siliziumgehalt nicht unbedingt das Wachstum hemmen. Später freilich sind die älteren Panzer nicht mehr wachstumsfähig. Das geht unter anderem aus Messungen hervor, welche bezeugen, daß sich Querstreifen und ähnliche Skulpturen an älteren Zellen nicht voneinander entfernen.

Während der Zellteilung schieben sich wohl die alten Gürtelbänder auseinander, aber die Verbindung bleibt doch bestehen, bis die jüngere Panzerhälfte in allen wesentlichen Pukten fertiggestellt ist (Fig. 106, *5*), erst dann lösen sich die Schwesterzellen voneinander.

In ganz ähnlicher Weise wie bei der ausführlicher behandelten Surirella werden bei den weitaus meisten Diatomeen die jungen Zellhälften innerhalb der alten Gürtelbänder bis auf den letzten Baustein fertiggestellt. Erst dann findet eine völlige Befreiung der ersteren statt. Das hatte besonders OTTO MÜLLER scharf betont und bezüglich der Pinnatae hat er sicher Recht.

Die mit den Zellteilungen unvermeidlich verbundene Vermehrung der Chromatophoren spielt sich ziemlich verschieden ab. Bei Pleurosigma-Arten, Pinnularia, Navicula u. a. wandert vor Beginn der Teilungen je ein Chromatophor auf eine Schalenseite. Nun folgt die Zellteilung und die Neubildung der erforderlichen Schalen an den Tochterzellen. Während dieser Zeit wird das Einzelchromatophor jeder jungen Zelle quer durchschnitten (Fig. 107, *3*), und alsbald schieben sich die beiden Chromatophorenhälften schräg aneinander vorbei (Fig. 107, *4*). Damit verknüpft sich später eine Wandung der Hälften auf die Gürtelbandseiten (Fig. 107, *5*) und eine Ergänzung zur normalen Form. So schildern EMMA OTT und MERESCHKOWSKY in Ergänzung älterer Angaben die Vorgänge. Bei Eunotia (VAN WISSELINGH) liegt je ein Chromatophor der Epi- und Hypotheka an. Hier ist eine Verschiebung natürlich unnötig. Die Farbkörper zerfallen vor

Beginn der Zellteilung durch einen Querriß und schieben sich nach Vollendung derselben zurecht.

Gattungen, bei welchen die erwachsene Zelle nur ein Chromatophor beherbergt, verhalten sich natürlich etwas anders. Betrachten wir Surirella (Fig. 106), so wird hier das Chromatophor bei der Zellteilung durch die neue Wand zerschnitten, und alsdann erfolgt Regeneration des verlorenen Stückes in besonderer Weise. Darüber möge man bei Pfitzer, Karsten, Lauterborn und Emma Ott nachlesen.

Gattungen mit einem Chromatophor, wie Cymbella, Gomphonema, Epithemia, erfahren ebenfalls eine Zerschneidung des Farbkörpers bei der Zellteilung, doch ist die Ergänzung desselben natürlich entsprechend einfacher.

Striatella (S. 152) dürfte sich im wesentlichen wie die Conjugaten verhalten (vgl. Zygnema); auf jede Tochterzelle entfällt bei der Teilung ein Chromatophor, dies aber teilt sich durch Spaltung in zwei Viertelsterne, die

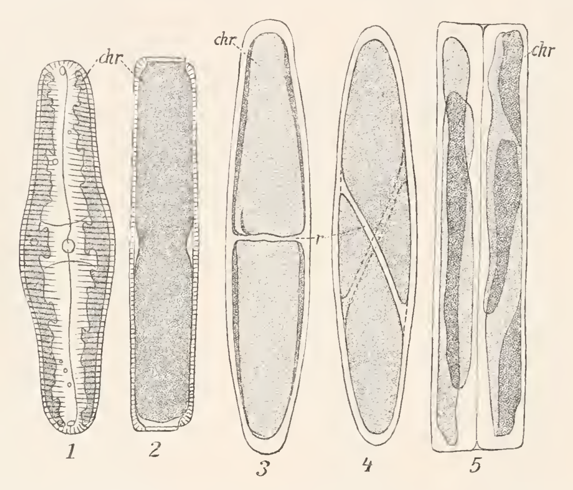


Fig. 107 n. Ott. Chromatophoren und deren Teilung bei *Pinnularia*. *1* Schalen-, *2* Gürtelbandseite der ungeteilten Zellen. *3*, *4* Teilung und Verschiebung der Chromatophoren *(chr)* von der Schalenseite. *5* Verschiebungen vom Gürtelband aus gesehen. *r* Riß.

in die richtige Lage einrücken und sich dann unter Längsspaltungen ergänzen. Solche sind ja schon lange vor der Teilung angedeutet.

Bei Grammatophora (S. 151) teilt sich der Chromatophor schon vor der Zellteilung; es wird der Mittellappen mitsamt dem Pyrenoid einfach zerschnitten (Fig. 102, *3*), so daß also immer ein Stück des letzteren dem Tochterchromatophor zugeteilt wird. Von dem zentralen Teil, in welchem das Pyrenoid liegt, geht dann auch die Ergänzung des halbierten Chromatophors aus.

Bei Rhabdonema minutum, das nur einen Sternchromatophor führt, muß dieser natürlich auch vor der Zellteilung zerlegt werden, bei anderen Rhabdonemen aber dürften die Sterne hälftig auf die Tochterzellen übergehen. In diesem können sich die Strahlen des Sternes vermehren, indem sie von außen einreißen und schließlich auch das Pyrenoid zerteilen. Die

ganzen Rosetten aber nehmen an Zahl zu, indem sich ein keilförmiges Stück aus dem alten Stern herausschiebt und dann mitsamt dem Pyrenoid wiederholt der Länge nach gespalten wird. Die Teilstücke ordnen sich in dem Maße zu einer neuen Sterngruppe, als die Spaltungen sich wiederholen.

Die Teilungen spielen sich mit Vorliebe in der Nacht ab, wie das ja auch für andere Algen bekannt ist, und das dürfte der Grund sein, warum sie relativ selten zur Beobachtung kommen. Im übrigen geht der Prozeß recht rasch vor sich, meistens ist in wenigen Stunden alles erledigt.

In den Perioden lebhaftesten Wachstums dürfte etwa alle 4—5 Tage die Teilung einer gegebenen Zelle erfolgen, und aus solchen Daten läßt sich dann, wie dies z. B. Karsten, durch Hensen angeregt, getan, der Vermehrungsfuß berechnen.

Durch Rechnung feststellen läßt sich dann außerdem noch, in welcher Weise sich die Zellgröße bei den einzelnen Individuen mit der Teilung ändert.

Nach dem, was wir oben berichteten, muß, da die jüngere Theka unter die ältere greift, die Tochterzelle um die doppelte Dicke eines Gürtelbandes kleiner sein als die Mutterzelle. Unter der Voraussetzung, daß sich alle Zellen gleichmäßig teilen, läßt sich nun aus dem Binomialsatz berechnen, wieviel Zellen von einer bestimmten Länge nach einer gegebenen Zahl von Teilungen vorhanden sein müssen.

Tatsächlich entsprechen nun nach Miquel die Teilungen von Nitschia linearis, ebenso die der meisten anderen Diatomeen, welche er messend prüfte, den obigen Forderungen. Maillefer gab das gleiche für Diatoma grande an. Aber er sagt auch, daß Länge und Breite nicht gleichmäßig abnehmen, vielmehr findet ein Wachstum der Zellen in die Breite — in der Transversalachse, wenn ich ihn recht verstehe — statt. Danach nimmt die Zellgröße allerdings ab, aber nicht so rasch, wie man das nach dem erwähnten Gesetz schließen müßte. Auch Richter hat eine Abnahme der Länge bei gleichzeitiger Zunahme der Breite für Nitschia putrida festgestellt; er schließt daraus, daß zwar die Umrisse geändert werden, daß aber das Volumen konstant bleibe. Das freilich wird von Meinhold bestritten. Er stellt sich auf den Standpunkt von Otto Müller, dem auch Ludwig und Bachmann zugestimmt hatten.

Nach dem Binomialsatz bzw. falls derselbe Gültigkeit hat, müssen sich die Tochterzellen jeweils gleichmäßig und gleich rasch teilen. Otto Müller aber studierte Melosira arenaria — wir behandeln die Centricae hier gleich mit — und seine Beobachtungen, verbunden mit Messungen, ergaben, daß diejenige Zelle, welche die ursprüngliche Hypotheka (kleinere Zelle) erhält, doppelt soviel Zeit gebraucht zur Vollendung einer neuen Teilung als diejenige, welcher die Epitheka (größere Zelle) zukam, d. h. allgemein ausgedrückt: die kleinere Zelle teilt sich in der $n+2$. Teilungsperiode, während die größere sich bereits in der $n+1$. zerlegt.

Otto Müller setzt dann auseinander, wie auf diesem Wege einer überraschen Verkleinerung der Zellen vorgebeugt werde, und erklärt auch aus dieser Tatsache die weitere, daß Auxosporen seltener sind als man erwarten sollte, falls überall die Binomialreihe befolgt wird.

Die Dinge liegen wohl noch nicht in jeder Beziehung klar. Man sieht nicht, ob die angegebenen Unterschiede auf Beobachtungsfehlern oder auf verschiedenem Verhalten der Arten beruhen. Ich möchte wohl zunächst an das Letztere denken. Sicher freilich scheint mir zu sein, daß in zahlreichen Fällen sekundäre Vorgänge das Binomialgesetz durchkreuzen; darauf weist schon Miquel, wohl der energischeste Verteidiger desselben

hin; nach ihm können Unregelmäßigkeiten dadurch Platz greifen, daß die Dicke der Gürtelbänder abnimmt.

Die Verkleinerung der Diatomeenzellen und die sie beherrschenden Gesetze wären kaum so eingehend untersucht worden, wenn man sie seit PFITZER nicht in die engste Beziehung zur Auxosporenbildung gebracht und betont hätte, daß die erstere die Ursache der letzteren sei. Scharf ausgedrückt heißt das: für jede Art ist eine Minimalgrenze für die Größe der vegetativen Zellen festgesetzt; ist diese erreicht, so muß Auxosporenbildung einsetzen. Eine konstante Zahl von Zellen wäre also zwischen je zwei Auxosporen eingeschaltet.

In dieser extremen Zuspitzung ist PFITZERS Auffassung wohl nur selten vertreten worden und in dieser Form widerspricht sie auch allem, was wir namentlich durch KLEBS in neuerer Zeit über die Fortpflanzung niederer Organismen kennen gelernt haben. KLEBS, KARSTEN u. a. betonen denn auch, daß wahrscheinlich die Diatomeen ebenso gut wie Vaucheria u. a. Beispiele dafür liefern könnten, daß die sexuelle Fortpflanzung durch äußere Faktoren induziert werde. Wir würden uns sehr wohl vorstellen können, daß wiederholte Teilung und alles, was mit ihr zusammenhängt, die Disposition zur Fortpflanzung schafft, welche dann durch äußere Faktoren ausgelöst wird. Wirken diese letzteren nicht hinreichend, so können wohl auch die mit der Verkleinerung verbundenen Prozesse direkt Auxosporen hervorrufen. Auf diese Weise würde es sich erklären, daß sehr häufig (nach KLEBAHN, KARSTEN u. a.) bei Rhopalodia, Navicula u. a. Zellen sehr verschiedener Größe miteinander kopulieren und ebenso würden MIQUELS durch Messung und Reinkultur erzielte Resultate verständlich werden, nach welchen Melosira, Nitschia und andere durch Teilung auf eine minimale Größe herabgingen, um dann erst Auxosporen zu bilden. MIQUEL fand aber, daß die allerkleinsten Zellen keine Auxosporen lieferten, sondern andere, welche die Minimalgröße um ein weniges überschritten.

Im Freien fällt die Auxosporenbildung nach KARSTEN in die Zeit der Hauptentwicklung der einzelnen Formen, bald in den Anfang, bald mehr zu Ende einer Entwicklungsperiode. Für die verschiedenen Arten sind die Zeiten natürlich sehr verschieden, man wird für die einen im Frühjahr, für die anderen im Spätherbst in erster Linie nach Auxosporen suchen müssen. Am seltensten dürfte die Auxosporenbildung wenigstens in unseren Gewässern, in welchen fast ausschließlich nach ihnen gesucht wurde, im Hochsommer auftreten.

Zumal für Planktondiatomeen betonen französische Forscher, daß die Auxosporenbildung von der Zellgrenze weitgehend unabhängig sei. Ganz klar liegen die Dinge wohl immer noch nicht, es muß dabei auch berücksichtigt werden, was VOGLER und SCHROEDER, WESENBERG-LUND, MAILLEFER u. a. über die Formen und Varietäten von Planktondiatomeen berichteten. Davon später (Plankton).

Die Auxosporenbildung vollzieht sich in sehr mannigfaltiger Weise; wir wählen zunächst als Typus den Vorgang, wie er sich bei vielen Naviculeen, Epithemien usw. abspielt. Nachdem schon PFITZER und andere Angaben über ihn in dieser Gruppe gemacht, studierte sie KLEBAHN sehr eingehend und zuverlässig an Rhopalodia gibba, ihm folgte kurze Zeit darauf KARSTEN mit zahlreichen Untersuchungen über verschiedene andere Gattungen.

Bei Rhopalodia legen sich zwei Zellen mit der konkaven Gürtelbandseite aneinander und werden dann durch Gallertkappen fest verknüpft (Fig. 108, *1*).

Auch im Innern der Zelle bildet sich Gallerte (*g*) und wirkt einerseits bei der bald erfolgenden Kontraktion des Plasmas, andererseits bei der späteren Öffnung der Panzerhälften mit (Fig. 108, *2*), die natürlich durch Lösung der Gürtelbänder voneinander erfolgt.

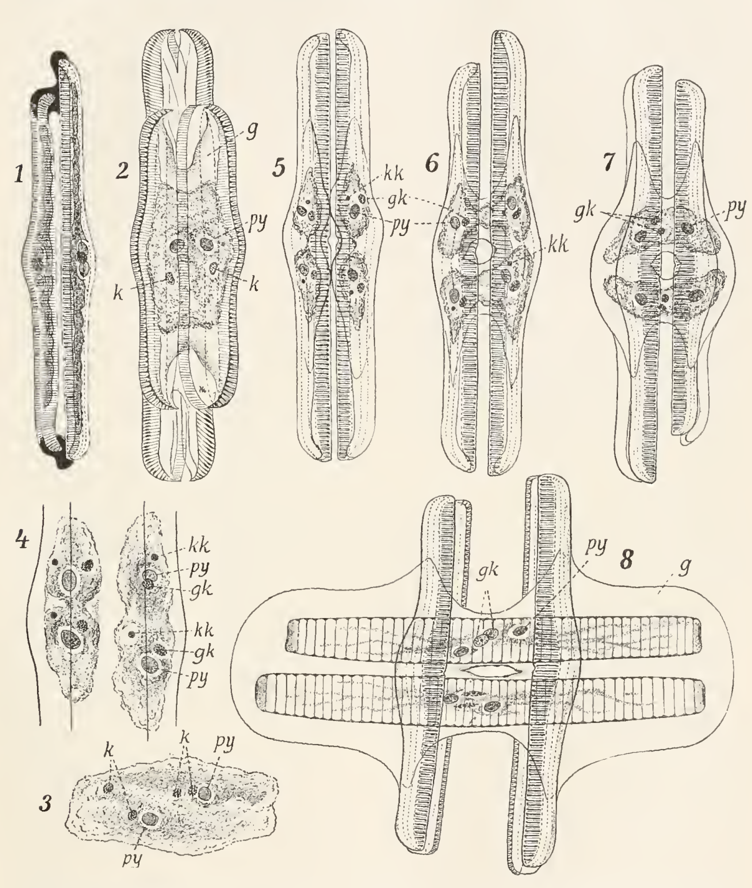


Fig. 108. Kopulation von *Rhopalodia* n. KLEBAHN. *k* Kern, *kk* Kleinkern, *gk* Großkern, *py* Pyrenoid, *g* Gallerte. Die Zellenpaare sind von der Schalenseite betrachtet, nur in *2* sieht man auf die Gürtelbandseite der kleineren Zelle. *3* entspricht *2*, ist nur wegen Platzmangel um 90° gedreht.

Die Zellen enthalten naturgemäß im Anfang je einen Kern, bald aber beginnt im kontrahierten Plasmaleibe eine Karyokinese, die zunächst je zwei und durch Wiederholung je vier Kerne liefert (Fig. 108, *3*, *4*). Die vier Kerne jeder kopulierenden Zelle sind nur kurze Zeit untereinander völlig gleich (Fig. 108, *3*), sehr bald werden zwei derselben stark reduziert

und man kann dann nach Klebahn Groß- und Kleinkerne unterscheiden (*gk, kk,* Fig. 108, *4*).

Der zweifachen Kernteilung folgt (Fig. 108, *4*, *5*) bald eine Durchschnürung der Plasmamasse in der Transversalebene der Rhopalodiazelle. Die Tochterzellen erhalten immer je einen Großkern und fast immer auch je einen Kleinkern. Nunmehr liegen in jeder Mutterzelle zwei mehr oder weniger kontrahierte Plasmamassen und diese erweisen sich als Gameten, indem sie genau so miteinander kopulieren wie das bereits für einige Desmidiaceen geschildert wurde, d. h. es vereinigen sich je zwei Plasmamassen aus verschiedenen Mutterzellen (Fig. 108, *7*). Die beiden Großkerne nähern sich und verschmelzen schließlich (Fig. 108, *8*) miteinander, die beiden Kleinkerne gehen früher oder später zugrunde.

Das Produkt der Kopulation, das wir hier auch Zygote nennen könnten, wächst nun sehr rasch zu dem Gebilde heran, das man gewöhnlich als Auxospore bezeichnet. Die Streckung findet besonders senkrecht zur Richtung der Mutterzellen statt, so daß dann Bilder wie Fig. 108, *8* resultieren. Die weitere Entwicklung der Auxospore soll später geschildert werden, hier sei nur noch erwähnt, was auch aus den Figuren hervorgeht, daß Gallerte (*g*) an allen diesen Prozessen Anteil nimmt, sie bildet nicht bloß Kopulationsfortsätze, durch welche die Plasmamassen sich vereinigen können, sondern sie wächst auch mit der Auxospore, vertritt also nach Abhebung der Panzer vollständig die Zellmembran.

Viele Navicula-Arten, Pleurosigma, Amphora usw., verhalten sich der Rhopalodia ähnlich, Abweichungen sind nur gering, die Lage der Zellen zueinander, die Gallertbildung, die Abrundung der Gameten variieren ein wenig, ohne irgend etwas neues von prinzipieller Wichtigkeit zu bieten.

Bei den gestielten Arten lösen sich bald beide, bald nur eine der zur Kopulation bestimmten Zellen von ihrer Stielgallerte los. Im letzteren Fall wandert die losgelöste zur festsitzenden Zelle und darin kann man z. B. bei Achnanthes longipes einen ersten Schritt zur Differenzierung von männlichen und weiblichen Zellen erblicken

Auf einer etwas höheren Stufe der Sexualität als die Naviculeen scheinen mir die Surirellen zu stehen. Hier legen sich zwei Zellen (mit den schmalen Enden) aneinander, die Panzerhälften öffnen sich und die beiden ungeteilt vortretenden Plasmakörper vereinigen sich zu einer großen Auxospore (Fig. 109). Der Vorgang erinnert an viele Conjugaten, weil hier die Teilung des Protoplasten als solchen unterbleibt, aber die bei den Diatomeen übliche Kernteilung unterbleibt nicht; aus dem ursprünglichen Kern gehen durch Mitose vier hervor, aber drei von ihnen werden zu Kleinkernen, einer nur behält seine normale Größe und stellt den Sexualkern des Gameten dar. Bei der ersten Teilung des Kernes der Surirella-Zelle fand Karsten eine Reduktion der Chromosomen von etwa 128 auf 64.

Die Berechtigung zur Ableitung dieser Vorgänge von demjenigen bei den Naviculeen erhellt aus dem Umstand, daß nicht alle drei Kleinkerne gleichartig sind, vielmehr behält einer derselben nach Karsten vielfach seine normale Beschaffenheit noch etwas länger. Auch bei Navicula u. a. ist mit einiger Sicherheit aus den Beobachtungen zu entnehmen, daß beim ersten Teilungsschritt der geschlechtsreifen Zelle eine Reduktion der Chromosomenzahlen Platz greift.

Surirella bietet weiter den Übergang zu Cocconeis Placentula (Fig. 110), einer schon von Lüders, neuerdings von Karsten studierten Gattung, welche bekanntlich in Schildchenform anderen Gewächsen aufsitzt. Die Panzer öffnen sich deckelartig unter Mitwirkung von Gallerte. Zunächst

sind es auch Gallertfortsätze, welche von zwei benachbarten Zellen her gegeneinander stoßen und nach erfolgter Berührung einen Gallertkanal herstellen. Durch diesen schlüpft dann der ganze Inhalt der einen Zelle zu der anderen hinüber (Fig. 110, *3, 4*) und vereinigt sich mit ihm zur Zygote, die dann zur großen Auxospore auswächst. Der Vorgang erinnert völlig an Spirogyra und Verwandte, nur insofern weicht er ab, als in den Gameten der Kopulation Mitose des Kerns vorausging. Im Gegensatz zu Surirella aber ist dieselbe in jeder Gametenmutterzelle nur eine einmalige und man erhält je einen Groß- und einen Kleinkern.

Unter der Annahme, daß eine Kernteilung unterblieb, läßt sich der letzte Fall sehr wohl von Surirella herleiten, denn nicht immer wird man erwarten können, daß solche (wenigstens mutmaßlich) überflüssigen Kernteilungen dauernd erhalten bleiben, sie können verschwinden; man vergleiche nur die Fucaceen. Die einzelnen Gattungen dieser Familie sind untereinander durch die reduzierten Kerne bequem zu verknüpfen (s. unten),

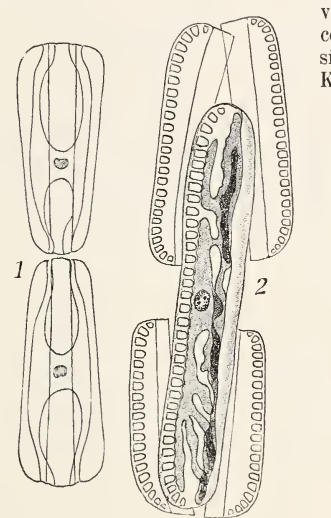


Fig. 109 n. Karsten. *Surirella saxonica.* *1* Zwei Zellen haben sich zwecks Kopulation mit den schmalen Seiten genähert. *2* Auxospore.

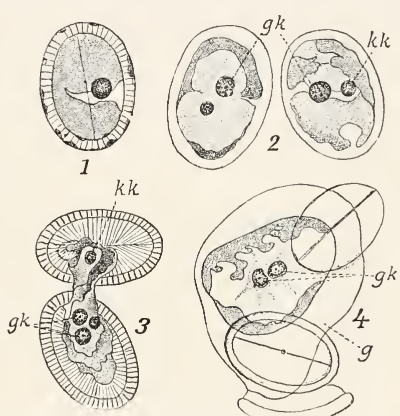


Fig. 110 n. Karsten. *Cocconeis Placentula.* *1* Vegetative Einzelzelle. *2* Zellenpaar bei Beginn des Sexualaktes. *3*, *4* Vereinigung der Gameten. *gk* Großkern, *kk* Kleinkern, *g* Gallerte.

aber bei Fucus selbst finden wir nichts von reduzierten Zellen usw., und doch ist jedem einleuchtend, daß die Familie von Formen herstammen müsse, deren Gametangien viel reichlichere Teilungen erfuhren als das heute noch bei Fucus der Fall ist.

Die Surirellen und Cocconeis betrachteten wir als fortgeschrittene Formen, wenigstens bezüglich des Sexualaktes, viel häufiger tritt aber zunächst in den mit Raphe oder Pseudoraphe versehenen Gruppen eine Reduktion der Sexualität ein.

Ein solcher Fall glaube ich, ist zunächst in den Vorgängen bei Achnanthes subsessilis realisiert. Hier bleiben die Zellen isoliert, teilen aber ihr Plasma in zwei Gameten mit je einem Kern (Fig. 111, *5*). Die Schwestergameten vereinigen sich aber später wieder miteinander (Fig. 111, *6*) und wachsen zur Auxospore heran. Die Vorgänge erinnern an die „seitliche“ Kopulation von Schwesterzellen bei den Zygnemeen, und man kann sie

natürlich als einen primitiven Sexualakt auffassen, doch passen sie sich besser in die Gesamtheit der Vorgänge bei Diatomeen ein, wenn man annimmt, daß hier einer der Fälle von sexueller Reduktion vorliegt, durch welche überhaupt die Diatomeen sich auszeichnen.

Sicher reduziert ist unserer Meinung nach Synedra affinis (Fig. 111), hier teilt sich die Zelle unter Sprengung des Panzers der Länge nach in zwei Hälften (Fig. 111, *1*, 2). Eine Kopulation findet nicht statt, vielmehr streckt sich jede der beiden Zellen rasch bedeutend in die Länge und wird direkt zur Auxospore (Fig. 111, *3*). Jede Auxospore enthält einen Zellkern, doch treten während der Streckung der ersteren in dem Kern, der auch seinerseits etwas gestreckt wird, zwei Nukleolen auf, und bisweilen sah

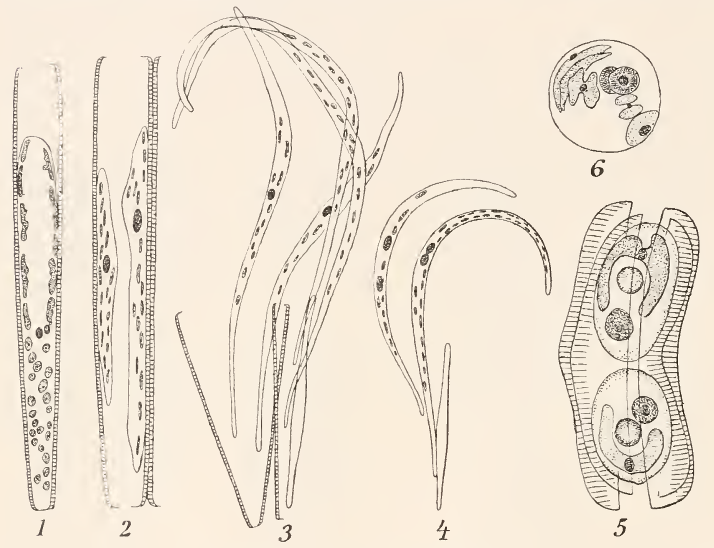


Fig. 111 n. KARSTEN. *1—4 Synedra affinis* in verschiedenen Stufen der Auxosporenbildung. *5, 6 Achnanthes subsessilis.*

KARSTEN ihn sogar in zwei Kerne zerfallen (Fig. 111, *4*), die sich später aber wieder vereinigen.

Diese Erscheinungen weisen ganz klar auf die Deutung hin, welche den ganzen Vorgängen zu geben ist. Wir müssen Synedra affinis (andere Arten sind kaum untersucht) als apogam betrachten: Die Kopulation unterbleibt, die Teilung der Mutterzelle aber in zwei Gameten ist erhalten und die Bildung von Groß- und Kleinkern ist wenigstens angedeutet.

Von Synedra gelangen wir leicht zu Rhabdonema arcuatum (Fig. 112, *1, 2*), auch hier wird die Mutterzelle geteilt und jede Tochter wächst zu einer Auxospore aus, jedoch sind Veränderungen am Kern der Auxospore nicht im geringsten mehr wahrnehmbar. Ebenso verhält sich nach KARSTEN Cymatopleura. Interessant ist nun aber das Verhalten des Rhabdonema adriaticum (Fig. 112, *3*). Hier wird nur eine Auxospore gebildet, indem der Plasmainhalt (Fig. 112, *3, 4*) unter starker Vergrößerung aus seinem aufreißenden Panzer hervortritt.

Diesem Prozeß geht voraus eine erhebliche Vermehrung der Zwischenbänder (die sekundären Gebilde dieser Art (*szw*) sind in der Fig. 112, *5, 6* leicht erkennbar) und damit im Zusammenhang steht eine Vergrößerung der Zelle. Außerdem aber wird der Kern der Auxosporenmutterzelle geteilt. Die anfangs völlig gleichen Tochterkerne differenzieren sich bald in Groß- und Kleinkern (*gk, kk* Fig. 112, *5*) und endlich wird der Kleinkern ausgestoßen. Nun erst beginnt der vorhin erwähnte Austritt des Plasmas aus dem Panzer.

Die Auxosporen, anfänglich nackt, umgeben sich im ausgewachsenen Stadium mit einer Membran, dem Perizonium, welche nach BACHMANN aus

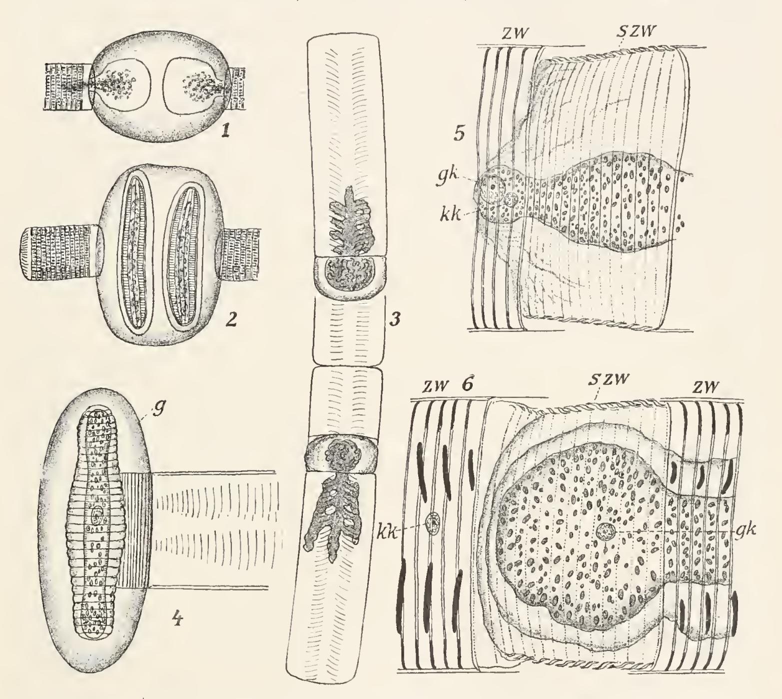


Fig. 112. *1* u. *2 Rhabdonema arcuatum* n. SMITH. *3—6 Rhabdonema adriaticum* n. KARSTEN. *zw* Zwischenbänder, *szw* Sekundäre Zwischenbänder, *gk* Großkern, *kk* Kleinkern, *g* Gallerte.

Pektinsubstanzen besteht, aber doch bereits etwas Kieselsäure eingelagert enthält. Das Perizonium ist bisweilen glatt, häufiger gewellt resp. in bestimmten Abständen eingeschnürt (Fig. 108, S. 161). Die Auxosporen sind vielfach zylindrisch und wenn sie auch in einzelnen Fällen bereits eine gewisse Formähnlichkeit mit der normalen vegetativen Zelle aufweisen, so wird die typische Form der einzelnen Spezies doch erst nach einigen Veränderungen, ja erst nach einigen Teilungen (MIQUEL) hergestellt. Die Zwischenstufen sind nicht selten unregelmäßig.

Innerhalb des Perizoniums werden dann auch die Panzer herausmodelliert, und zwar dürfte meistens (ganz sicher ist das nicht) zuerst die größere, dann die kleinere Panzerhälfte gebildet werden.

Die Ausbildung der Schalen erfolgt stets, nachdem sich das Plasma vom Perizonium zurückgezogen hat.

Nach Herstellung beider Panzerhälften reißt das Perizonium auf oder es verschleimt nach Karsten an den Enden (daher die Schleimkappen dort) und die Zellen kriechen heraus.

Bei vielen Diatomeen teilen sich die Auxosporen sofort nach ihrer Entstehung sehr reichlich, stellen also hier zweifellos keine Ruhestadien dar, und auch für die Formen, welche nach der Auxosporenbildung alsbald im Freien der Beobachtung entschwinden, ist zum mindesten bislang nicht erwiesen, daß die Auxosporen zu ruhenden Zellen werden, etwa wie die Zygoten der Conjugaten.

Trotzdem wird man nach Ruhestadien besonders bei den Formen fragen, welche periodisch auftreten und schwinden. Die Beobachtung hat aber bislang nur für sehr wenige Arten Dauerzellen demonstrieren können, für alle anderen bleibt es unklar, wie sie die Perioden der Ruhe überstehen.

Da so wenig Ruhezustände bekannt sind, verdient noch besonders darauf hingewiesen zu werden, daß viele Diatomeen das Austrocknen innerhalb gewisser Grenzen vertragen. Das Plasma zieht sich dann in eine Ecke zurück. Unter diesen Umständen ist natürlich die Möglichkeit einer Verbreitung durch die Luft, mit Staub usw., gegeben.

Wir ordneten soeben eine Anzahl von Diatomeengattungen in eine Reihe, um die mannigfaltige Auxosporenbildung klarzulegen und im wesentlichen auf Apogamie zurückzuführen. Ich möchte aber betonen, daß die gewählte Reihenfolge durchaus nicht die direkte Verwandtschaft der genannten Gattungen dokumentieren soll, vielmehr dürfte die mutmaßliche Apogamie in sehr verschiedenen Verwandtschaftskreisen aufgetreten sein, z. B. finden wir zwar bei den meisten Naviculeen die typische Auxosporenbildung mit Wechselbefruchtung, Navicula constricta aber ist sicher, Frustulia saxonica wahrscheinlich apogam. Die Nitschien folgen dem Nuviculatypus, Nitschia paradoxa (Bacillaria) aber bildet eine Auxospore nach einem anderen Typus. Die mit Surirella zweifellos nächstverwandte Cymatopleura bildet zwei Auxosporen nach dem Synedratypus usw.

Diese Tatsachen scheinen mir zu dokumentieren, daß in den verschiedensten Gruppen der Diatomeen die Neigung zur Apogamie eine große ist. Die Gründe freilich, welche zu dem Verluste der Sexualität geführt haben, sind nicht ganz klar, hypothetisch aber kann man doch wohl eine „Erklärung“ geben. Apogam sind, darauf weist auch Karsten hin, besonders dauernd festsitzende Formen. Falls diese sich von beweglichen ableiten, wäre ein Verlust der Sexualität verständlich. Karsten, welcher die Fortpflanzungslehre nach Pfitzer am meisten förderte, vertrat früher einen anderen Standpunkt, hat sich aber später der hier vorgetragenen Auffassung angeschlossen. Mereschkowsky faßt die Dinge anders auf, er geht von Melosira aus und gelangt von dieser zu Rhabdonema und Synedra, weiter zu den Naviculeen und endlich zu Cocconeis usw., kurz, er schlägt fast den umgekehrten Weg ein, wie ich oben. Mit ihm zu rechten ist kaum möglich, es handelt sich um Meinungen, und für die letzte liegen, wie mir scheint, die wenigsten Gründe vor.

Die Beantwortung solcher Fragen hängt wesentlich ab von der Stellung, welche man den Diatomeen im System gibt, auch davon, wie man das Verhältnis der Pennatae zu den Centricae einschätzt. Wer die Diatomeen und Conjugaten in Verbindung bringt, wird mir eher zustimmen, als andere, welche die Bacillariaceen als eine isolierte Gruppe betrachten.

Als Fortpflanzungszellen resp. Ruhestadien gedeutet sind die Craticularbildungen, welche dadurch entstehen, daß der Zellinhalt sich von der Wand zurückzieht und sich mit einer Membran umgibt; der Prozeß kann sich mehrfach wiederholen, so daß mehrere Schalen ineinander geschachtelt werden. Diese letzteren büßen aber häufig ihre regelmäßige Gestalt ein. Solche Bildungen sind bekannt für Himantidium, Navicula, Fragilaria, Achnanthidium usw. Bei letzteren sind die Schachtelungen häufig.

Richter hat gefunden, daß Nitschia putrida die Schalen seiner einzelnen Zellen sprengt und den Zellinhalt in Form von amöboiden Körpern heraustreten läßt. Bestimmte Kulturbedingungen (z. B. Beigabe von Kochsalz, fehlen von SiO_2) fördern diesen Prozeß. Mehrere solcher Plasmakörper können sich miteinander vereinigen und wie es scheint tritt auch eine Vereinigung der Kerne ein. Richter spricht von Plasmodien. Diese können sich mit einer derben Haut umgeben. Was weiter aus ihnen wird, ist unklar. Bislang hat Richter allein diese Dinge wahrgenommen, weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob seine Auffassung zu Recht besteht, wonach es sich um eine modifizierte Auxosporenbildung handelt.

Hustedt fand bei Eunotia in gewissen Zellen acht in einer Reihe liegende kleine „Mikrosporen“, West beschreibt für Surirella spiralis acht dickwandige Sporen, welche an die später für Coscinodiscus zu schildernde Gebilde erinnern. Das ist alles, was bislang für die Pennatae vorliegt, für die Centricae wird mehr zu berichten sein, was vielleicht auch auf diese Dinge ein Licht wirft.

2. Centricae.

Als einfachste Gruppe unter den zentrischen Diatomeen treten uns die Discoideae entgegen, deren Zellen im wesentlichen zylindrisch sind, mag auch der Zylinder bald kürzer bald länger sein. Antelminellia gigas ist wohl die größte Diatomee, sie hat mit einer Schachtel mehr Ähnlichkeit als irgend eine andere, weil die Oberschale etwas stärker gewölbt ist als die Unterschale (Fig. 113, *3*). Das Gürtelband tritt als einfache Binde hervor. Nicht wesentlich anders ist Melosira (Fig. 113, *1*, *2*), nur neigen hier die Zellen etwas mehr zur Abrundung (Fig. 113, *2*). Die Schalenzeichnung ist in beiden Gattungen noch ziemlich einfach, sie beschränkt sich auf Punkte, Streifungen usw. Bei Coscinodiscus (Fig. 113, *4*) treten mancherlei Areolen usw. bereits viel augenfälliger hervor, auch wird oft ein Mittelfeld sichtbar, das anders gezeichnet ist als die übrige Schale, und das geht noch viel weiter bei den zahlreichen Verwandten derselben (Cyclotella, Stephanodiscus u. a.), bei welchen sich eine äußere Zone von der breiten Mitte abhebt (Fig. 113, *5*—*12*). Am weitesten vorgeschritten ist Asteromphalus. Die Zellen sind scheibenartig, die Schalen sind von einer Anzahl glatter Strahlen gefeldert, zwischen welchen die Felder verschiedenartig mit Strichen, Punkten usw. gezeichnet sind. Die Strahlen sind hohl sie endigen mit einem Porus an der Peripherie der Zelle; einer von ihnen ist weit kleiner als die anderen. Darüber wird unten noch berichtet.

In allen diesen Gattungen pflegt der Zellkern in der Achse der Zelle zu liegen und zwar in einer Plasmamasse, welche säulenähnlich die Zelle von einer Schale zur anderen durchsetzt. Die Chromatophoren sind meist klein, scheibenförmig und zahlreich.

In gewissen Gruppen wird die sonst ziemlich ebene aber massig und regelmäßig gewölbte Schale mit Buckeln, Stacheln und Fortsätzen anderer

Art in buntester Weise ausgestattet. Ich nenne Coscinoliscus (Aulacodiscus) Victoriae. Die Schalen sind kreisrund (Fig. 113, *7*). Vom flachen Zentrum strahlen Wülste aus, welche gegen den Rand hin immer höher werden und Berg und Tal deutlich unterscheiden lassen. So entsteht — vom Gürtel-

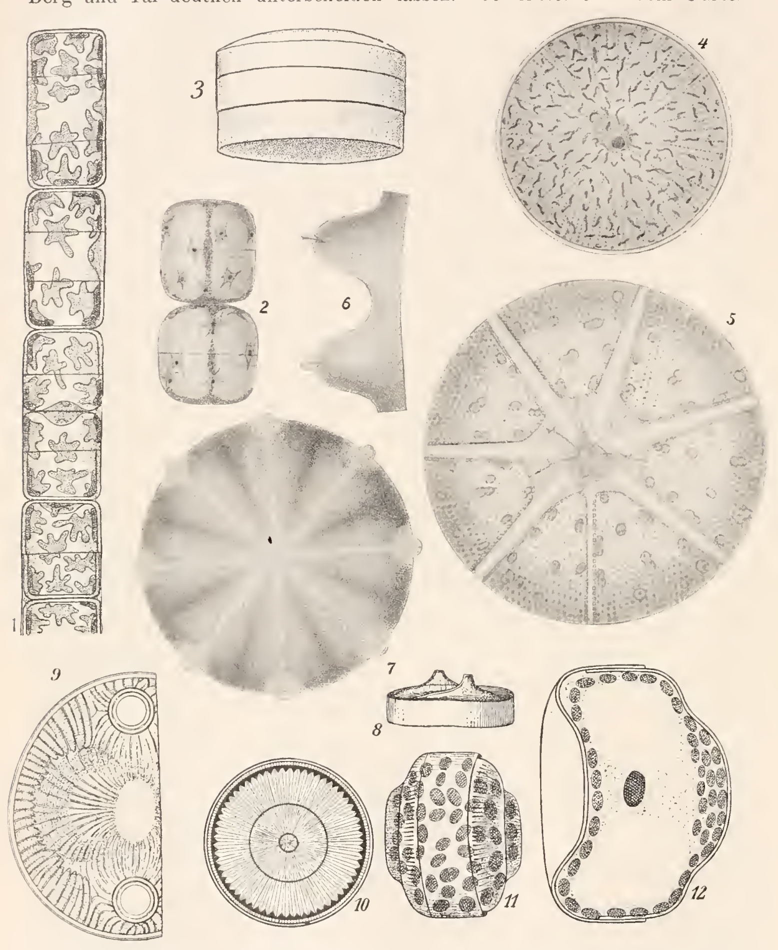


Fig. 113 n. Karsten, Bachmann u. Schütt. *1 Melosira arenaria. 2 Mel. sphaerica. 3 Antelminellia gigas. 4 Coscinodiscus australis. 5 Asteromphalus Roperianus. 6, 7 Coscinodiscus Victoriae. 8 Auliscus Clevei. 9 Auliscus Rhipis. 10, 11, 12 Cyclotella bodanica.*

bande gesehen — ein Bild wie Fig. 113, *6*. Auf den Erhebungen am Rande sitzt ein zitzenförmiger Fortsatz, der von einem Porus durchbrochen wird (Karsten). Bei Eupodiscus, Auliscus u. a. erheben sich von der ziemlich flachen Schale meist mehrere Kegel (Fig. 113, *8*, *9*), deren Spitze

abgestutzt ist. Die dadurch entstehende Fläche ist völlig eben, ohne alle Zeichnung, die Wand an dieser Stelle dünn, nur ein festerer Ring umgrenzt das Ganze. Diese Bildungen werden als Augen bezeichnet.

In allen bislang erwähnten Gattungen herrscht Neigung, die Zellen sehr bald nach erfolgter Teilung zu isolieren. Vielfach aber begegnen wir einer Verbindung der Einzelzellen zu Ketten, Fäden usw. Häufig geschieht das durch Vermittelung von Gallertbändern, diese ziehen (Fig. 114) bei Thalassiosira in Einzahl, bei Coscinodiscus, Stephanosira u. a. in Mehrzahl von einer Trommel zur andern, durch ihre Biegsamkeit eine leichte Beweglichkeit der ganzen Ketten gewährleistend.

Bei Melosira kommen ganz kurze Bänder zwischen den Zellen vor, außerdem können Arten dieser Gattung durch einen Gallertfuß an der Unterlage festgeheftet werden. Vielfach aber bleiben in der gleichen Gattung die Schalen durch eine gallertige Kittsubstanz auf ihrer ganzen Fläche vereinigt, und dann entstehen konfervoide Fäden, welche mehr oder weniger starr sind.

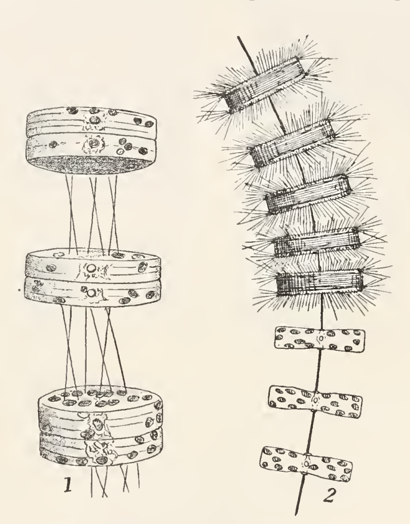


Fig. 114 n. Gran u. Mangin. *1 Coscinodiscus polychordus. 2 Thalassiosira gravida.*

Starre Ketten von besonderer Art finden sich bei Stephanopyxis und Sceletonema (Fig. 115, *1* u. *3*). Die Schalen entsenden von ihrem Rande einen Kranz ziemlich dünner Fortsätze. Die Stäbchen zweier Nachbar- bzw. Schwesterzellen sind an Zahl gleich, haben auch gleiche Entfernung voneinander und stoßen mit ihren Enden aufeinander, um hier (nach Otto Müller) verkittet zu werden. Die Stäbe sind hohl und Otto Müller wie auch Karsten betonen, daß sie von Plasma völlig durchsetzt werden. So tritt die lebende Substanz der einen mit der der anderen Zelle in Verbindung, die Stäbe bzw. Röhren können sich an ihren Enden verlängern und die Zellen als solche nach Bedarf auseinander schieben.

In anderer Art wieder vereinigt Melosira sol. (Karsten) ihre Zellen zu größeren Verbänden (Fig. 115, *2*). Jede Schale trägt dort, wo ihr Rand zum Gürtelbande umbiegt, einen glatten Ring, der mit geradem scharfem Rande der Schale aufsitzt. Der freie Rand dieser Krone ist derart ausgekerbt, daß eine große Zahl von Zähnen entsteht. An einer Zelle bzw. Schale sind die Zähne abgestumpft, an der benachbarten aber scharf zugespitzt. Die spitzen Zähne dringen ziemlich tief in eine Höhlung der stumpfen Fortsätze ein, und so wird eine Verzahnung im besten Sinne des Wortes herbeigeführt. Die Öffnungen zwischen den Zähnen sind durch eine zarte, wohl ringsum laufende Haut geschlossen.

In ganz anderer Richtung wieder haben sich Planktoniella und Gossleriella entwickelt (Fig. 116). In beiden Gattungen handelt es sich um flach münzenförmige Zellen, bei welchen die beiden Schalenseiten glatt

und eben sind, bei denen aber von den Gürtelbändern breite strahlige Bildungen ausgehen, die Zelle selbst mit einem prächtigen Hof umgebend. Planktoniella entsendet von dem Gürtelbande der Oberschale — die Hypo-



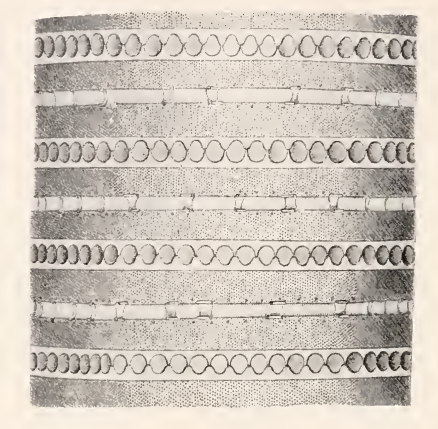
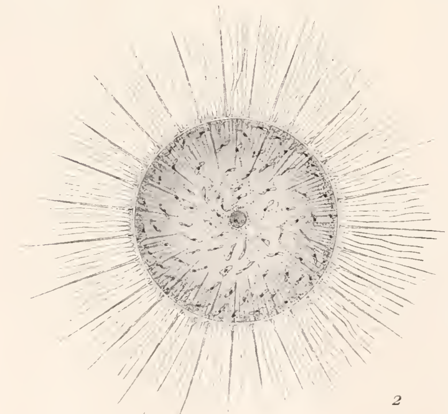


Fig. 115 n. KARSTEN u. SCHÜTT. *2 Melosira sol. 1 Stephanopyxis Turris. 3 Sceletonema costatum.*

theka ist unbeteiligt — in radialer Richtung Streben oder Stützen, die in der Hauptsache fest sind (Fig. 116, *1*). Zwischen diesen sind dünne Häute gespannt, so zwar, daß eine Haut die Stützen von oben, eine andere sie



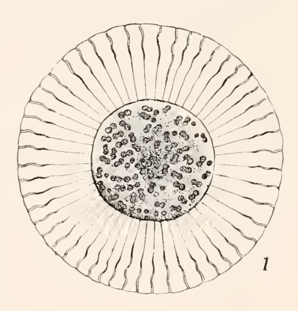


Fig. 116. *1 Planktoniella Sol.* n. SCHÜTT. *2 Gossleriella tropica* n. KARSTEN.

von unten bedeckt. Demnach sind die hellen Gebilde keilförmige Kämmerchen, welche dort, wo sie an das Gürtelband stoßen, natürlich geschlossen, am anderen peripheren Ende aber geöffnet sind. Vor den derben Stützen ist das Gürtelband durchbohrt, es tritt also Plasma mindestens bis an die Basis der ersteren heran.

Bei Gossleriella (Fig. 116, *2*) gehen ungefähr von der Mitte des Gürtelbandes — und wiederum nur von dem der Oberschale — Strahlen aus, welche völlig frei sind und mit einer Spitze endigen. Man unterscheidet dickere Stacheln mit breiter Basis, in welche Protoplasma von dem durchbrochenen Gürtelbande her eindringt, und zartere Gebilde dieser Art, welche keinen Hohlraum erkennen lassen.

Die Solenoideae haben wie die Discoideae einen annähernd kreisrunden Schalenquerschnitt, sie weichen von ihnen ab durch die gewaltige Ausbildung von Zwischenbändern. Diese zeichnen sich in verschiedenster Weise auf den Seitenansichten der Zellen ab, sorgen auch zugleich dafür, daß alle Vertreter dieser Gruppe langzylindrisch erscheinen. Bei Dactyliosolus ist die Zylinderform recht genau gewahrt, die Schale ist flach oder

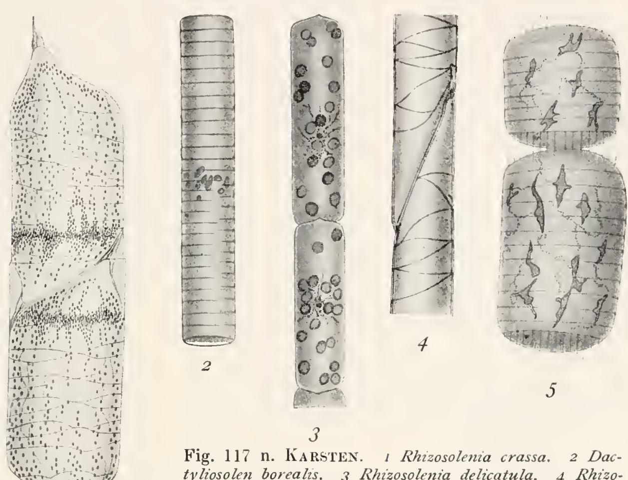


Fig. 117 n. Karsten. *1 Rhizosolenia crassa. 2 Dactyliosolen borealis. 3 Rhizosolenia delicatula. 4 Rhizosolenia spec. 5 Lauderia borealis.*

ein wenig gewölbt (Fig. 117, *2*), ohne irgend welche Besonderheiten zu zeigen. Lauderia ist im wesentlichen ähnlich, aber die Zellen sind wie bei Skeletomena durch Fortsätze verkettet, welche (Fig. 117, *5*) kranzförmig am Rande der Schalen entspringen und mit Kieselhülle umgeben sind. Außerdem wird bei dieser Gattung am Rande der Schale ein kleiner Zapfen sichtbar (Fig. 117, *5*). Damit wird eine Gestaltung angedeutet, die sich bei Rhizosolenia in der verschiedensten Richtung stärker ausprägt. Die Schalen haben hier buckel-, tüten- oder mützenförmige Vorwölbungen. In einzelnen Fällen, wie bei Rhizosolenia delicatula (Fig. 117, *3*) nur schwach angedeutet, gestalten sie sich wie bei anderen Arten, z. B. Rhizosolenia styliformis, crassa usw. (Fig. 117, *1*) zu auffallenden Gebilden, die dann noch durch einen Dorn gekrönt werden, der durchbohrt ist, und jedenfalls Plasma aus der Zelle in sein Inneres eintreten läßt (Fig. 117, *1*). Bei den meisten Rhizosolenia-Arten sind die Mützenfortsätze exzentrisch und auf der der Achse zugekehrten Seite abgeflacht. Das ermöglicht eine Vereinigung der

Zellen zu Ketten, die hier sehr häufig sind. Die abgeflachten Teile schieben sich übereinander, so wie das in der Fig. 117, *1* angegeben.

Die seltsamste Gattung dieser Gruppe ist Corethron. Karsten schildert C. Valdiviae eingehend. Die gerundeten Schalen werden durch ein außerordentlich breites, zylindrisches Gürtelband bzw. durch ein System von solchen getrennt. So entsteht das Bild einer langzylindrischen Büchse, welche oben und unten durch einen Deckel geschlossen ist. Das Gebilde schwebt senkrecht im Wasser (Fig. 118, *1*), dabei ist die Epitheka nach oben gerichtet. Das Auffallendste sind die Anhängsel, welche oben und unten verschieden sind. An der Grenze zwischen Unterschale und Gürtelband ist ein Ring eingeschaltet, der mit glatten Rändern an die ersteren

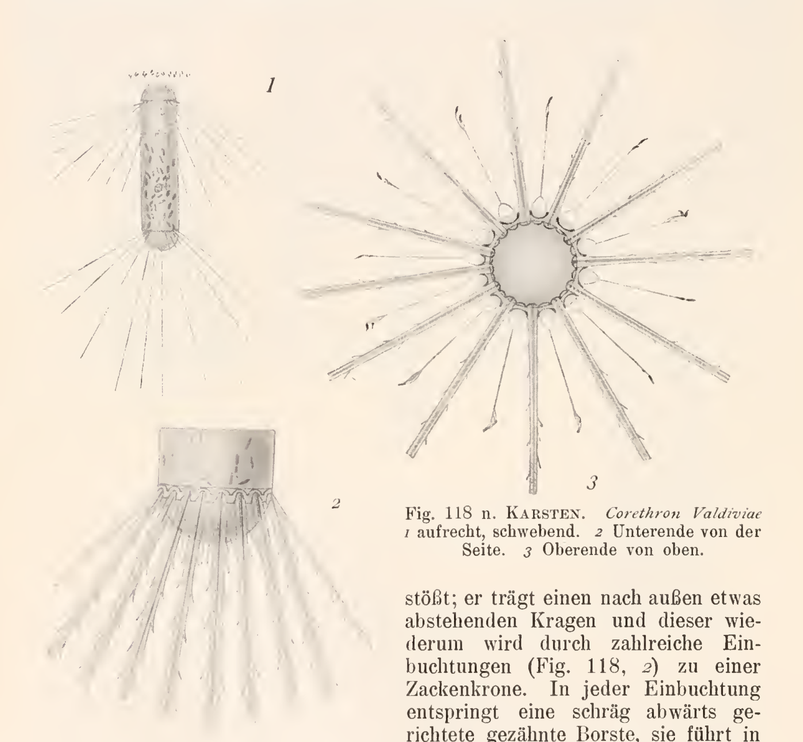


Fig. 118 n. Karsten. *Corethron Valdiviae* *1* aufrecht, schwebend. *2* Unterende von der Seite. *3* Oberende von oben.

stößt; er trägt einen nach außen etwas abstehenden Kragen und dieser wiederum wird durch zahlreiche Einbuchtungen (Fig. 118, *2*) zu einer Zackenkrone. In jeder Einbuchtung entspringt eine schräg abwärts gerichtete gezähnte Borste, sie führt in dem mittleren Hohlraum Plasma, das mit dem Zelleib in Verbindung steht. Der an die Oberschale grenzende Ring ist ganz ähnlich gebaut, hat aber die doppelte Zahl von Ausschnitten. Aus der Hälfte dieser entspringen wieder die geschilderten Borsten, aus der anderen Hälfte mit ihnen abwechselnd (Fig. 113, *3*) aber Fangarme. Mit breitem Grunde sitzen solche dem Ring auf (Fig. 113, *3*), haben einen dünnen, hohlen Stiel und zwei scharfe, feste Haken, die an ihrer Basis auch hohl sind. Fangarme und Borsten sind an der Oberschale ursprünglich gleichmäßig nach oben gestreckt; erstere behalten diese Lage bei, letztere

werden sekundär nach rückwärts gebogen und sind dann denen an der Unterschale gleich gerichtet (Fig. 118, *1*).

Andere Corethron-Arten sind zwar ähnlich, doch besitzt z. B. C. inerme nach KARSTEN die Fangarme nicht oder nicht immer.

Der Gruppe der Biddulphieae fehlt der kreisförmige Umriß der Schalen, dieser ist drei- oder mehrseitig, elliptisch usw. Gewisse Gattungen klingen an Aulacodiscus (S. 168) und Verwandte an. Das gilt vor allem

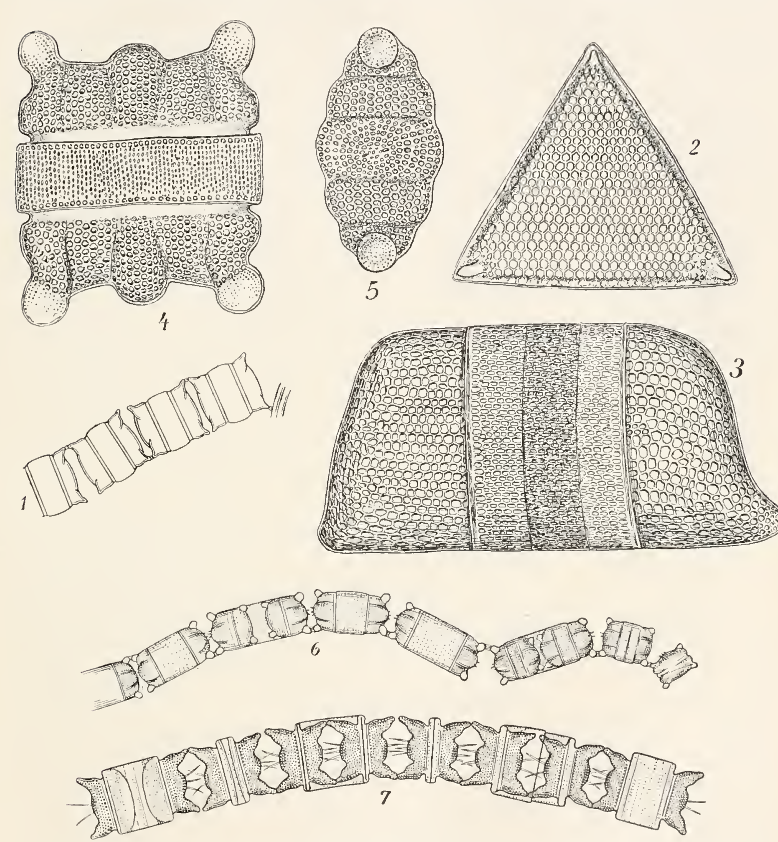


Fig. 119 n. SMITH. *1 Triceratium Biddulphia. 2 Tr. Favus. 3 Isthmia. 4, 5, 6 Biddulphia pulchella. 7 Biddulphia aurita.*

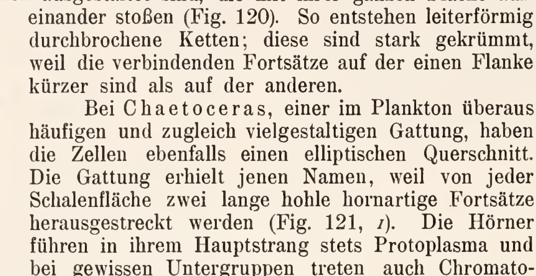
für Triceratium. Die Zellen sind von der Gürtelbandseite betrachtet rechteckig (Fig. 119, *1*), von der Schalenseite her erscheinen sie drei- und mehrseitig (Fig. 119, *2*). Von den Ecken der Schale erheben sich Buckel, Hörnchen oder ähnliches und diese Fortsätze bilden dann Gallertbänder, welche die Einzelzellen zu Ketten vereinigen. Da vorzugsweise die diagonal einander

gegenüberliegenden Ecken die Gallerte erzeugen, kommen meistens Zickzackketten zum Vorschein (Fig. 119, *1*). Biddulphia selber hat Schalen von ungefähr elliptischen Umrissen, und so kommen Zellen zustande, welche das Aussehen einer etwas zusammengedrückten Büchse haben (Fig. 119, *5*). Von den Enden der Schalen (Ellipsen) erheben sich Buckel, derbe Hörner usw. (Fig. 119, *4*, *5*), sie scheiden wiederum Gallerte aus und schaffen damit Zickzackketten wie bei Triceratium, oder aber es werden alle korrespondierenden Fortsätze der Schalen miteinander verbunden (Fig. 119, *7*) und dann resultieren gerade Ketten. Ungefähr in der Mitte der Schalen erheben sich mehr oder minder lange Stacheln, die sich bei den Arten, wo sie besonders stark entwickelt sind, kreuzen.

Unter Übergehung der Isthmien (Fig. 119, *3*) mit ihren trapezförmigen Umrissen und auch anderer Gattungen erwähnen wir Eucampia und Moelleria, bei welchen die beiden Pole der ovalen Schale zu breiten abgeflachten Fortsätzen ausgestaltet sind, die mit ihrer ganzen Fläche aufeinander stoßen (Fig. 120). So entstehen leiterförmig durchbrochene Ketten; diese sind stark gekrümmt, weil die verbindenden Fortsätze auf der einen Flanke kürzer sind als auf der anderen.

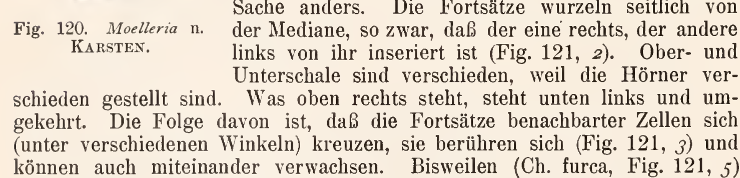


Fig. 120. *Moelleria* n. Karsten.



Bei Chaetoceras, einer im Plankton überaus häufigen und zugleich vielgestaltigen Gattung, haben die Zellen ebenfalls einen elliptischen Querschnitt. Die Gattung erhielt jenen Namen, weil von jeder Schalenfläche zwei lange hohle hornartige Fortsätze herausgestreckt werden (Fig. 121, *1*). Die Hörner führen in ihrem Hauptstrang stets Protoplasma und bei gewissen Untergruppen treten auch Chromatophoren in den Kanal ein (Fig. 121, *3*). Die kleinen Zähne, welche oft genug die Fortsätze zieren, sind dagegen nicht hohl.

Diejenigen Chaetoceras-Arten, deren Zellen isoliert leben, stellen die Hörner genau in die Mediane der Schalen (Fig. 121, *1*), wo aber die einzelnen Elemente sich zu langen Ketten vereinigen, wird die Sache anders. Die Fortsätze wurzeln seitlich von der Mediane, so zwar, daß der eine rechts, der andere links von ihr inseriert ist (Fig. 121, *2*). Ober- und Unterschale sind verschieden, weil die Hörner verschieden gestellt sind. Was oben rechts steht, steht unten links und umgekehrt. Die Folge davon ist, daß die Fortsätze benachbarter Zellen sich (unter verschiedenen Winkeln) kreuzen, sie berühren sich (Fig. 121, *3*) und können auch miteinander verwachsen. Bisweilen (Ch. furca, Fig. 121, *5*) erfolgt das auf lange Strecken und man könnte an eine Gabelung denken.



Vielfach sind alle Hörner symmetrisch gestellt, die Ketten lassen dann ein Ober- und Unterende kaum oder garnicht erkennen, oft aber tritt ein solcher Unterschied dadurch in die Erscheinung, daß die Hörner gleichsinnig und einseitig gekrümmt werden. Dann können die Fortsätze des einen Endes fast vertikal abwärts (in der Richtung der Kette) gekehrt sein (Fig. 121, *4*). Am seltsamsten ist schließlich Mangins Chaetoceras sociale. Die Ketten sind hier kurz, ein Horn in jeder verlängert sich gewaltig (Fig. 122) und alle diese langen Gebilde vereinigen sich in einem Punkt. Dadurch kommen die Ketten, in eine horizontale Lage und richten die freien Hörner mit Vorliebe nach aufwärts.

Bakteriastrum hat einen runden Querschnitt der Zellen, am Rande der Schalen entspringen ringsherum zahlreiche Hörner (Fig. 123, *1*) und diese verwachsen im einfachsten Fall mit denen der Nachbarzelle — ganz wie bei Chaetoceras — dort wo sie sich kreuzen, bei Bact. varias aber

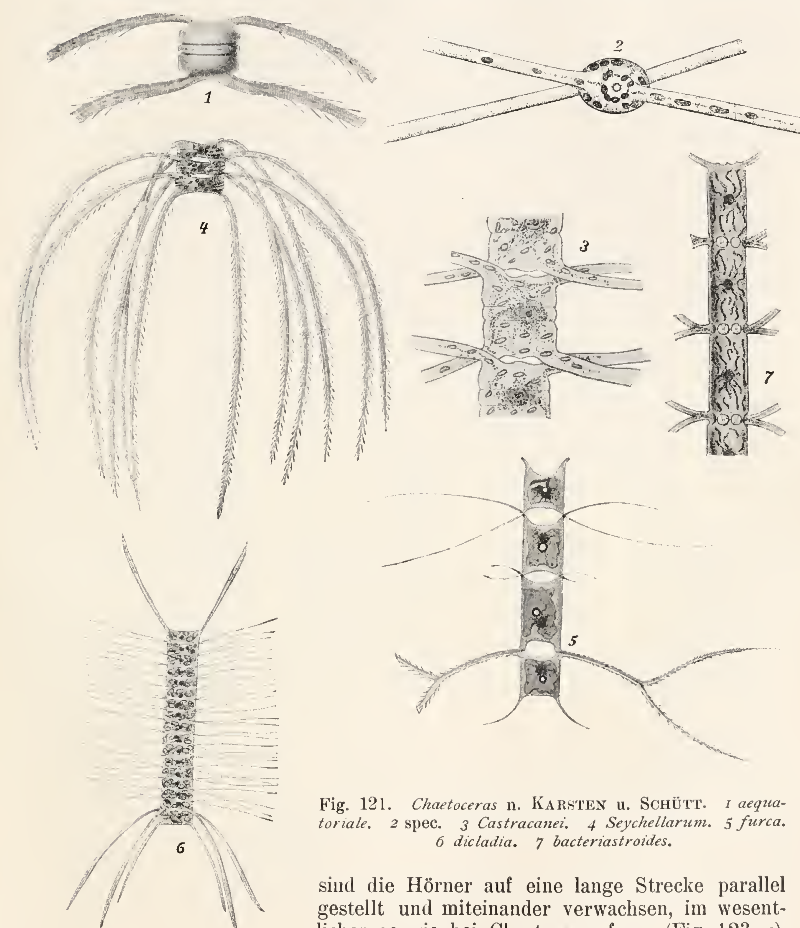


Fig. 121. *Chaetoceras* n. KARSTEN u. SCHÜTT. *1 aequatoriale.* *2* spec. *3 Castracanei.* *4 Seychellarum.* *5 furca.* *6 dicladia.* *7 bacteriastroides.*

sind die Hörner auf eine lange Strecke parallel gestellt und miteinander verwachsen, im wesentlichen so wie bei Chaetoceras furca (Fig. 123, *2*).

Wohl in beiden vorerwähnten Gattungen können noch kurze Verbindungsstäbe gegeben sein (Fig. 121, *7*), die an Stephanopyxis u. a. erinnern.

D i m o r p h i s m u s. Theoretisch sind alle Fäden, Kolonien usw. der Centricae endlos, in Wirklichkeit haben sie oft eine ziemlich begrenzte Länge. Gelegentliches Absterben oder Zerfallen einzelner Glieder des Verbandes sorgen — ganz unregelmäßig — für eine Zerstückelung in ungleiche

Fig. 122. *Chaetoceras sociale* n. MANGIN.

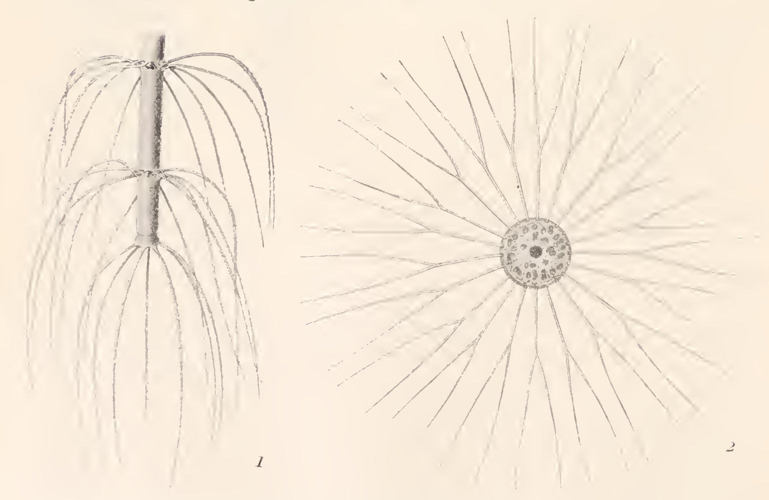


Fig. 123 n. KARSTEN. *1 Bakteriastrum criophilum* von der Seite. *2 Bakteriastrum varians* von oben.

Teile, nicht selten vollzieht sich aber ein durchaus gesetzmäßiger Zerfall in annähernd gleich lange Stücke. Dieser wird dadurch erreicht, daß sich in bestimmten Abständen die Schalen abweichend ausbilden; das haben SCHÜTT, OTTO MÜLLER, KARSTEN u. a. dargetan. Am einfachsten ist die Sache wohl bei Melosira, es werden z. B. bei Melosira Sol. (Fig. 124, *1*) die Kronen, welche die Einzelzellen verketten, an gewissen Schalen nicht ausgebildet, diese sind einfach flach gewölbt und nach der Teilung fallen

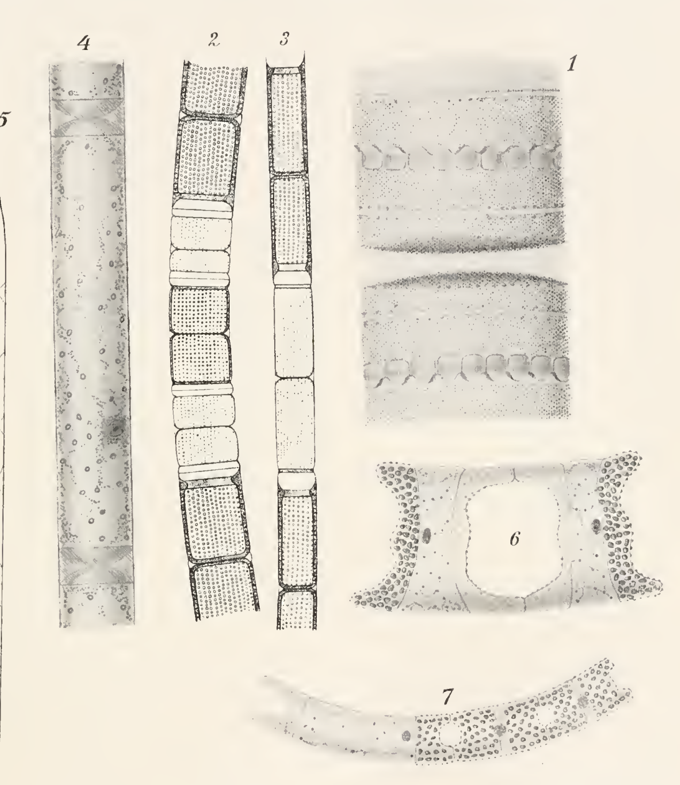


Fig. 124 n. KARSTEN, GRAN u. OTTO MÜLLER Verschiedene Ausbildung der Zellenden. *1 Melosira sol. 2, 3 Melosira islandica. 4 Corethron inerme. 5 Rhizosolenia hebetata. 6, 7 Eucampia balantium.*

an dieser Stelle die Einheiten auseinander. Bei Chaetoceras erhalten die Hörner an bestimmten Zellen eine abweichende Form (Fig. 121, *6*), sie werden oft breiter und länger, dazu sind sie anders gerichtet, und so ist die Möglichkeit der Berührung mit der Gegenseite kaum noch gegeben. Ähnliches gilt für Bakteriastrum (Fig. 123). Es ist klar, daß in diesen Fällen die ganzen Endschalen anders gebaut sein müssen. Diesbezüglich sei auf KARSTEN u. a. verwiesen. MANGIN gibt an, Bakteriastrum teile bestimmte Zellen auf $^1/_3$—$^1/_4$ seiner Länge, also

nicht, wie üblich, in der Mitte; es entsteht eine Zackenkrone an der neugebildeten Schale und aus dieser würden dann die Borsten der Endzelle hervorgehen.

Auch andere Ungleichheiten in der Ausbildung der Zellen sind keine Seltenheit. OTTO MÜLLER beobachtete, daß einige Melosira-Arten Zellen mit fein- oder mit grobpunktierten Wänden bilden können. In manchen Fällen setzen nur Zellen einer Sorte die Fäden zusammen, so daß auch diese in toto grob- oder feinpunktiert erscheinen; in anderen Fällen aber herrscht ein gemischtes System: Zellen beiderlei Art wechseln im nämlichen Faden miteinander ab, und daraus folgt (was auch die Beobachtung bestätigt), daß zeitweilig Zellen auftauchen müssen, deren beide Schalen verschieden punktiert sind (Fig. 124, *2*, *3*).

OTTO MÜLLER hielt diese Erscheinungen für Mutationen, gab aber später seine Meinung auf, denn er fand, daß die Melosiren gerade in den gemischten Fäden vorzugsweise Auxosporen bilden, daß aber aus den letzteren im allgemeinen grobporige Zellen hervorgehen. Einen Zusammenhang mit der Jahreszeit oder mit äußeren Faktoren konnte MÜLLER nicht wahrnehmen.

Für Planktondiatomeen des Meeres haben dann GRAN. KARSTEN u. a. ähnliches beschrieben. KARSTEN fand, daß Eucampia — offenbar ganz ähnlich wie Melosira — zeitweilig derbpunktierte Schalen, zeitweilig solche mit feinerer Zeichnung liefert (Fig. 124, *6*, *7*). GRAN sah, daß Rhizosolenia semispina in Rh. hebetata übergeht, d. h. diese einst getrennten Arten gehören zusammen, weil die scharf zugespitzten Zellen der ersteren bei erneuten Teilungen Nachkommen mit derberen Wandungen und dickeren abgestumpften Enden hervorbringen (Fig. 124, *5*). Diese vermehren sich durch eine Anzahl von Generationen, dann entstehen wieder die scharf gespitzten Formen.

Chaetoceras criophilum und andere (KARSTEN, OSTENFELD), lassen periodisch die Hörner an zahlreichen Zellen ihrer Ketten vermissen, nur die Endzellen behalten sie. Corethron inerme endlich verliert zeitweilig Borsten wie Fangarme, die Zellen begegnen uns als glatte Zylinder ohne alle Anhängsel (Fig. 124, *4*).

Andere Beispiele sind wohl noch aufzufinden (s. a. BERGON).

GRAN wie KARSTEN sehen in solchem „Dimorphismus" eine Anpassung an die Umgebung, und KARSTEN spricht von Schwebesporen, indem er darauf hinweist, daß die Zellen durch veränderten Widerstand in der Lage seien, je nach dem Lichtbedürfnis verschiedene Tiefen des Meeres aufzusuchen.

Hierher mag auch eine Beobachtung von WESENBERG-LUND gehören. Asterionella bildete im Frühjahr ketten-, im Sommer sternförmige Kolonien, und zwar ruft niedere Temperatur die Ketten-, höhere die Sternform hervor. RICHTER erhielt auf Agar ein Fragilaria-ähnliches Wachstum der gleichen Spezies.

Wie bei den Pennatae ist auch bei den Centricae das Verhältnis der Schalen zu den Gürtelbändern ein recht wechselndes, außerdem werden Zwischenbänder oft in großer Zahl entwickelt. Einige wenige Beispiele: Bei Melosira gigas sind (Fig. 113, S. 168) die Schalen auch in der Längsachse stark entwickelt, nur eine derselben bildet in jeder Zelle ein schmales Gürtelband (*g*), dieses ist fast glatt, nur ein wenig längs gestreift. Bei dem in Fig. 125 abgebildeten Eupodiscus bildet jede der punktierten Schalen ein glattes Gürtelband (*g*) und zwischen diesen beiden liegt ein ebenso gestaltetes Zwischenband.

Biddulphia hat nach PERAGALLO (Fig. 125, *2*) je ein jeder Schale anliegendes Gürtelband (*gb*) — er nennt es anneau valvaire und an jedes dieser

grenzend ein Zwischenband (*zwb*) — anneau connectif caduc. In anderen Fällen vermehren sich die Zwischenglieder noch erheblich und dann spricht man wohl von einem Ringpanzer. Dieser steht im Gegensatz zu dem Schuppenpanzer, wie er bei den Rhizosolenien und vielen anderen häufig ist (Fig. 124, *5*).

Die Zwischenbänder greifen hier nicht vollständig um die Zelle herum, sie sind also an einer Seite unvollständig bzw. offen, aber diese Öffnung wird gedeckt von einem anderen Bande, das von anderer Richtung her die Zelle umgreift (Fig. 125, *3*). Da die fraglichen Bänder bald fast vollständige Ringe, bald aber nur schuppenartige Gebilde darstellen, ergeben sich für die einzelnen Arten sehr wechselnde Bilder, wegen deren wir auf die systematischen Bearbeitungen verweisen; ohnehin dürften diese Fragen kaum erschöpft sein (s. Mangin).

Die Unterschiede zwischen dem Schuppen- und dem Ringpanzer sind keine prinzipiellen, denn schon bei Eupodiscus lacustris sind die Ringe nicht geschlossen, sondern offen, d. h man kann sie mit Bändern vergleichen, die um die Zellen gelegt an ihren Kanten voreinander stoßen, wie das auch Fig. 125, *1* wiedergibt. Ebenso beschaffen sind nach Peragallo die Bänder

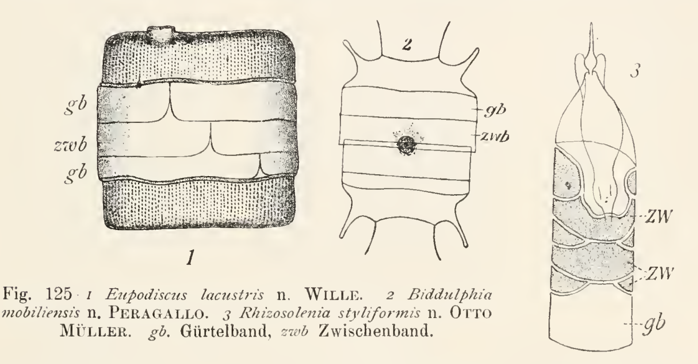


Fig. 125 *1 Eupodiscus lacustris* n. Wille. *2 Biddulphia mobiliensis* n. Peragallo. *3 Rhizosolenia styliformis* n. Otto Müller. *gb.* Gürtelband, *zwb* Zwischenband.

bei Biddulphia, sie stoßen an den schmalen Seiten der Zellen zusammen. Auch sonst sind solche offenen oder scheinbar offenen Bänder gewiß verbreitet, wie das Palmer und Keely besonders betonten. Damit wäre eine erhebliche Ähnlichkeit mit den Peridineen gegeben.

Nach diesen Befunden ist es kar, daß durch Vermehrung der Gürtelbänder ein erhebliches und gelegentlich lange andauerndes Wachstum der Zellen in Richtung der Längs-(Pervalvar)-Achse erfolgen kann, z. B. bei Rhizosolenien u. a. Eine Vergrößerung der Schalen als solche findet im allgemeinen nicht statt, nur für Rhizosolenia robusta schildert Karsten auch ein Schalenwachstum unter Einfügung von Zwischenstücken (s. a. Bergon).

Manche Diatomeen, z. B. Melosira undulata, besitzen keine nennenswerte Struktur in ihren Membranen, dieselben sind glatt, höchstens (Fig. 126, *6*) werden sie von größeren und kleineren Poren durchsetzt. Das sind, wie bei den Peridineen, offene Kanäle, an welchen irgend etwas von verschließender Membran nicht zu sehen ist.

Doch die weitaus meisten Bacillarien haben in der Zellwand ganz charakteristische Skulpturen: Netzbildung, Streifung, Punktierung usw., und

mit diesen werden Poren in der mannigfaltigsten Weise kombiniert. Sehen wir zunächst von den beiden letzteren ab, so kommen jene Strukturen dadurch zustande, daß der primären oder Grundmembran, welche in der Hauptsache glatt ist, Warzen, Leisten, Kämme usw. aufgesetzt werden, und zwar liegen diese in einem Falle nach innen, dem Plasma zugekehrt, im anderen aber nach außen, von diesem abgewendet, und dann treten sie mit dem umgebenden Medium in direkte Berührung.

Der letzte Typus wird in relativ einfacher Weise durch Eupodiscus Argus repräsentiert, dessen Schalen nach Otto Müller von der Fläche her eine große Zahl rundlicher „Öffnungen" aufweisen. Tatsächlich aber sind diese Öffnungen trichter- oder tassenförmige Kammern (Fig. 126, *5*), gebildet durch Leisten usw., welche nach außen vorspringen. Die Grundmembran ist relativ dick und wird von einer Anzahl ziemlich großer Poren (*p*, Fig. 126, *5*) in schräger Richtung durchsetzt. Diese schräg gestellten Poren treten auf der Flächenansicht als Kreise in und neben den großen Scheinöffnungen hervor. Zum Verständnis der Figur sei noch bemerkt, daß die tassenförmigen Vertiefungen mit eigenartigen Granulationen ausgekleidet sind.

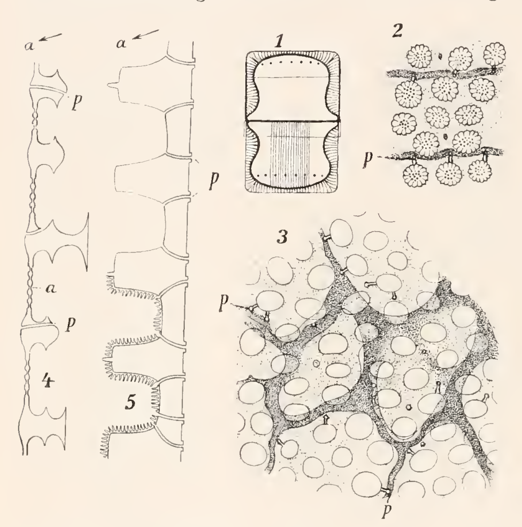


Fig. 126 n. Otto Müller. *1 Melosira undulata.* *2 Isthmia nervosa.* Schalenmantel, auf die äußere Zellwandfläche eingestellt. *3* dieselbe, Schalendecke auf die innere Zellwandfläche eingestellt. *4* dieselbe, Querschnitt der Zellwand. *5 Eupodiscus Argus*, Querschnitt der Membran. *p* Poren, *a* Areolen, *a* ↙ Außenseite.

An Eupodiscus schließt sich das weit kompliziertere Triceratium Favus, seit Otto Müllers Untersuchungen eines der bestbekannten Objekte. Die dreiseitigen Schalen (Fig. 127, *2*,) tragen eine große Zahl sechseckiger Kammern, aber schon die Ansicht von oben ergibt (Fig. 127, *1*, *2*) daß diese partiell gedeckt sind und einen großen kreisrunden Zugang von außen haben. Der Querschnitt (Fig. 127, *3*) zeigt, daß der Grundmembran (*gw*) die Kammerwände (*kw*) senkrecht aufgesetzt sind; letztere tragen an ihrem äußeren Rande Verbreiterungen, diese aber sind nichts anderes als eine der Grundmembran parallele Lamelle, welche durch die bereits erwähnten großen Öffnungen den Zugang zu den Kammern vermittelt.

Wo drei Kammerwände zusammenstoßen, sitzt der Außenmembran noch ein Fortsatz (Fig. 127, *3*, *f*) auf, und Otto Müller findet neuerdings, daß letzterer von einem Längskanale (fehlt in der Figur) durchbohrt sei, welcher sich durch die unterliegende Wand und die primäre Membran bis ins Zellumen fortsetzt.

Noch verwickelter wird das ganze dadurch, daß an der Kante der Schale ein schief stehender Flügel *(fl)* bemerkbar wird, der in Felder geteilt ist und in jedem der letzteren ebenfalls eine große Öffnung besitzt (Fig. 127, *3*, *5*).

Die Grundmembran als solche führt zahlreiche Tüpfel (*t*), welche Otto Müller zeitweilig als offene Poren ansprach. Nach Müllers neueren Angaben sind sie das aber nicht, dagegen liegen offene Porenkanäle in den Flügeln *(fl)*, und zwar dort, wo zwei Felder sich berühren (*p* Fig. 127, *5*). Führt man hier einen Schnitt, so erhält man ein Bild wie Fig. 127, *4*, und die offene Verbindung ist ohne weiteres ersichtlich.

Dem Triceratium steht dann Isthmia gegenüber, deren grobe Zeichnung auch bei schwacher Vergrößerung (Fig. 126, *2*) leicht erkennbar ist; hier ist

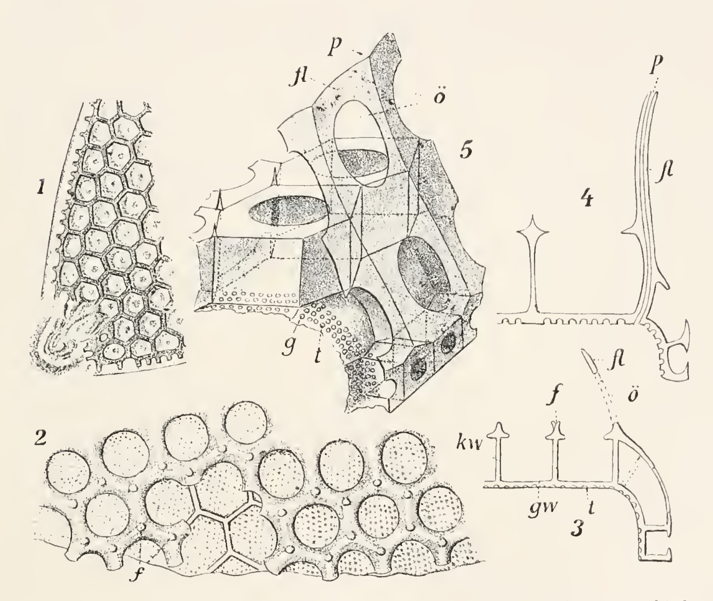


Fig. 127 n. Otto Müller. *Triceratium Favus.* *1* u. *2* Flächenansicht in verschiedener Vergrößerung. *3* u. *4* Längsschnitte durch den Schalenrand, um die Flügel zu demonstrieren. *5* Schema des Schalenbaues. *gw* resp. *g* Grundmembran, *kw* Kammerwand. *f* Fortsätze an den Wabenecken, *fl* Flügel, *ö* Öffnung, *t* Tüpfel, *p* Porus.

das alles bedingt durch nach innen vorspringende Leisten, Balken usw., wie sofort aus Fig. 126, *4* erkannt werden kann. Dicke T-Balken feldern die Schale (Fig. 126, *3*, *4*) in jedem Felde liegen zwei bis zehn und mehr Areolen (*a*) — dünnere Stellen der Membran, umgrenzt von Verdickungsleisten. Jede Areole zeigt (Fig. 126, *2*) Tüpfelung, verbunden mit radiärer Streifung, wie Otto Müller das im einzelnen ausführt. Neben diesen zweifellos geschlossenen Tüpfeln aber durchsetzen offene Poren wiederum schräg, wie bei Eupodiscus, die Wandung, und zwar sind auffallenderweise die dicken Stellen der Membran, die Leisten und Balken, durchbohrt

(Fig. 126, *4 p*). Die schrägen Porengänge müssen natürlich auch (Fig. 126, *3 p*) in der Flächenansicht zur Geltung kommen.

Coscinodiscus (BUTCHER) dürfte sich ähnlich wie Triceratium verhalten, aber doch auch in mancher Beziehung an Isthmia anklingen.

Erschöpft sind die Fragen hier so wenig wie bei den pennaten Diatomeen. Wir weisen hier noch einmal auf Asteromphalus hin, die im gewissen Sinne an Pinnularia erinnern mag. Die breiten Strahlen sind hohle Gänge an der Innenseite der Schale, sie beginnen als offene Kanäle am Mittelfeld und endigen je mit einem Porus nach außen. Das Mittelfeld hat offenbar auch Kanäle usw., die indes nicht genau beschrieben sind (Fig. 113, *5*).

Die Wand der Zelle ist bei den Centricae nicht anders zusammengesetzt als bei den Pennatae, doch ist sie z. B. bei Antelminellia offenbar recht dünn und es wird auch nicht selten erwähnt, daß gewisse Teile schwächer verkieselt seien. Bei Chaetoceras, Rhizosolenia u. a. sind das die Gürtel- und Zwischenbänder, bei Corethron und wieder bei Rhizosolenia die Falzlinien (KARSTEN).

Schleimbildungen auf der Oberfläche der Zelle, Produkte der äußeren Pektinlage (S. 130) kommen auch bei den Centricae wohl ziemlich häufig vor. Z. B. erwähnt KARSTEN eine Gallerthülle für Bakteriastrum, MANGIN läßt die ganze Kolonie von Chaetoceras sociale in Schleim eingebettet sein und BALLY findet bei Chaetoceras decipiens einen Gallertring um jedes Gürtelband.

BERGON beschreibt für Stephanopyxis turgida eine äußere Haut, welche die ganzen Zellen überzieht und Alveolen besitzt. Ob das Schleim sei oder Reste von Gürtelbändern, ist mir aus der kurzen Angabe nicht klar geworden (s. a. KARSTEN).

Im Gegensatz dazu entstehen die Gallertbänder bei Biddulphia, Triceratium, Melosira usw. aus Gallertporen die bei der letzteren Gattung einen Kranz am Schalenrande darstellen (Fig. 126, *1*). Auch die Verbindungsstränge von Coscinodiscus, Thalassiosira u. a. haben analogen Ursprung. Thalassiosira Nordenskioldii hat nur einen Gallertporus und bildet aus diesem auf der Schalenmitte einen Strang, bei Th. gravida aber geht aus einer Gruppe von Poren ein Bündel von Gallertfäden hervor, das durch eine Röhre umhüllt ist, und diese besteht merkwürdigerweise aus Cellulose (MANGIN).

MANGIN hat nun bei Thalassiosira (Fig. 114, *2*) und bei Chaetoceras-Arten durch Färbung Gallertborsten nachgewiesen, diese stehen mit Vorliebe in der Nähe des Schalenrandes, ziehen sich aber auch auf die Flächen hinauf. Bei Chaetoceras sind sie ganz wenig verkieselt, bei Thalassiosira sitzen sie auf Wärzchen, von welchen aus sie auch gebildet werden, wohl durch einen in diesen vorhandenen Porus.

Wohl die gleichen Bildungen hatte SIDDALL vor sich, als er Coscinodiscus u. a. bei Dunkelfeldbeleuchtung studierte. Aus Poren, die in der Nähe des Schalenrandes, aber auf der Fläche stehen, treten glashelle Fäden hervor, welche schießlich verkieseln. SIDDALL hält diese für Pseudopodien, welche — die jungen Zellen wenigstens — zu bewegen imstande sind. Das letztere scheint mir nicht erwiesen, aber die Sache ist jedenfalls im Auge zu behalten. Mir scheint, daß mit neuzeitlichen Hilfsmitteln in dieser Richtung noch manches herauszubringen sei. Der erste, welcher solche Bildungen — soweit ich sehe — beobachtete, war BERGON. Er fand sie bei Lauderia, Thalassiosira und Cyclotella und gibt an, daß sie beim Glühen verschwinden.

Siddalls Angaben streifen wie viele andere die Frage nach dem extramembranösen Plasma. Besonders Schütt vertrat die Auffassung, daß aus den Diatomeenzellen durch die ja genügend vorhandenen Poren Plasma austrete, um mit der Umgebung in Berührung zu kommen. Er glaubte das auch direkt durch Färbungen nachgewiesen zu haben, allein Mangin hat diese Auffassung sehr energisch bekämpft, und auch Karsten kommt zu dem Schluß, daß bei den Centricae die Anwesenheit solchen Plasmas nur in wenigen Fällen — wir besprechen sie unten — gefordert werde.

Die Anordnung des Kernes und des Plasmas bietet bei den Centricae nichts Besonderes, meistens ist in der Zellmitte ein Plasmaband oder ähnliches gegeben, das den Kern in seiner Mitte führt.

Die Chromatophoren sind fast immer klein scheibenförmig und in großer Zahl vorhanden — natürlich an der Peripherie gelagert. Pyrenoide sind oft sichtbar, bisweilen (Hyalodiscus) liegen sie in der Mitte sternförmiger Chromatophoren, die an Grammatophora u. a. (S. 151) erinnern mögen. Große Chromatophorenplatten wie bei den Pennatae sind selten beobachtet; für Chaetoceras erwähnt Karsten einige Fälle.

Zellteilung. Die Kernteilung schildert Peragallo für Biddulphia mobiliensis, danach würde der Vorgang nennenswert von dem abweichen, was Lauterborn u. a. für pennate Formen dartaten. Der Nucleolus teilt sich in gleiche Hälften, diese rücken auseinander und während sie selber verschwinden, erscheint in der Mitte zwischen ihnen ein äquatorialer Ring. An der gleichen Stelle treten dann die Chromosomen auf, um später an den inzwischen gebildeten Spindelfasern gegen die Pole zu wandern und auf eine, wie mir scheint, nicht ganz gewöhnliche Weise die Tochterkerne zu bilden. Andere Beobachtungen sind mir nicht bekannt geworden, so muß man weiteres abwarten.

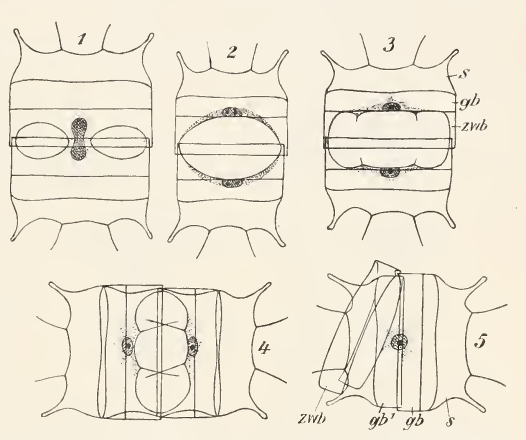


Fig. 128. *Biddulphia mobiliensis* n. Peragallo. Zellteilung und Neubildung der Schalen. *s* Schale, *gb* Gürtelband, *zwb* Zwischenband.

Nach der Teilung stehen die beiden Kerne noch nahe beieinander in der Längsachse der Zellen (Fig. 128). Nun reißt der Plasmaschlauch zunächst seitwärts von dem Kernpaare ein (Fig. 128, *1*), später wird auch dieses getrennt, das Protoplasma zieht sich weit von der Gürtelbandebene zurück (Fig. 128, *2*) und die Regionen, in welchen die Zwischenbänder übereinander greifen, werden leer. Bald freilich rückt das Plasma wieder vor und bildet gleichzeitig die neue Membran aus. Dieser Prozeß beginnt in der Mitte. Die beiden Dornen, welche in der Mittellinie der Schale aufragen, werden als kleine Knoten angelegt und nun langsam von der Zelle

aus in den Hohlraum hineingeschoben (Fig. 128, *3*). Von der Spitze anfangend verkieseln sie. Dann beginnt in der Nähe ihrer Basis, also annähernd in der Zellmitte, auch die Ausscheidung der eigentlichen Zellwand und dieser Vorgang schreitet wiederum unter ständiger Verkieselung gegen den Rand der Zelle vor. So entsteht die neue Schale, welche (Fig. 128, *4*) die alte ungefähr an der Grenze der alten Schale und des alten Gürtelbandes berührt. Die neue Schale hat noch keinerlei Gürtelbildung, sie schiebt sich jetzt aus der alten heraus und dabei entwickelt sie ihr eigenes Gürtelband (*gb*[1]). Ist dieses annähernd fertig, so wird (Fig. 128, *5*) das Zwischenband (*zwb*) der älteren Schale losgelöst und abgeworfen, und nun bildet sowohl diese als auch die neue Schale nachträglich ein Zwischenband (Fig. 128, *5*). Das Wie ist nicht hinreichend untersucht (Peragallo).

Die Kerne der Tochterzellen liegen, nachdem die Plasmamassen zerteilt, der noch unbehäuteten Seite der jungen Zellen dicht an, sie behalten diese Lage so lange bis die neue Schale ausgebildet ist und wandern dann in die Zellmitte. Man könnte danach glauben, daß der Kern an der Wandbildung irgendwie beteiligt sei.

Die Vorgänge bei Biddulphia habe ich in den Vordergrund gestellt, weil sie wohl die bislang best untersuchten sind. Die älteren Wahrnehmungen von Bergon an Lauderia, Guinardia, Eucampia, Cerataulina

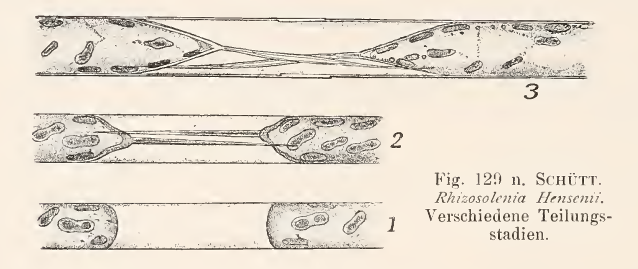


Fig. 129 n. Schütt. *Rhizosolenia Hensenii.* Verschiedene Teilungsstadien.

stimmen im wesentlichen mit den obigen Schilderungen überein. Miquels Angaben über Coscinodiscus bringen kaum etwas Neues. Die Beobachtungen von Schütt an Rhizosolenien u. a., welche von Bergon unabhängig und zum Teil vor diesem angestellt wurden (Fig. 129), geben ähnliche Resultate wie oben. Hier weichen die geteilten Massen noch weiter auseinander als bei Biddulphia und in den scheinbar leeren Raum, der so ausgespart wird, schieben sich die neuen Teile hinein. Zuerst werden die Spitzen der Dornen gebildet, dann deren Basis, dann die eigentlichen Schalen und endlich die Gürtelbänder Das wäre nach Schütt eine simultane Ausbildung.

In allen diesen Fällen müssen, damit die Fortsätze Platz haben, die zur Teilung bestimmten Zellen vor Beginn derselben erheblich im Sinne der Längsachse gewachsen sein und so die Gürtelbänder verbreitert haben. Diese umhüllen noch lange (als Höschen n. Schütt) die jungen Zellfortsätze, später freilich werden sie abgeworfen.

Bei den Gattungen, welche in der Längs-(Pervalvar-)Achse stark gestreckt sind, dauert die Bildung neuer Gürtelbänder ziemlich lange an, und dann sind die jüngsten häufig noch nicht voll entwickelt, wenn die älteren schon alle Skulpturen usw. zeigen (s. Karsten, Bergon). Eine Veränderung der Schalen in der Querrichtung, d. h. ein Dickenwachstum unterbleibe naturgemäß im allgemeinen, doch macht Rhizosolenia robusta eine Aus-

nahme. Karsten schildert das. Ob dieser Fall allein steht, muß geprüft werden.

Von den geschilderten Typen gibt es manche Abweichungen. Bei Chaetoceras zerreißt die Plasmamasse nach vollzogener Kernteilnng von der Mitte beginnend derart, daß seitlich mindestens zwei ziemlich dicke Verbindungsstränge übrig bleiben. Die Rißstellen werden mit Membran bedeckt, nachher zerreißen auch die die letztere durchsetzenden Stränge. Von den Buckeln aus, die sie nunmehr bilden, werden die Hörner angelegt und langsam herausgeschoben, somit ist auch hier die Basis dieser Organe, die ja mit Plasma gefüllt sind, der wachsende, jüngere Teil. Das alles kann natürlich nur geschehen, nachdem die Gürtelbänder auseinander gerückt oder beseitigt sind.

Bergon und Karsten finden bei Rhizosolenia robusta, daß der Stachel aus der bereits angelegten und verkieselten Schale herausgestreckt wird, also ganz ähnlich wie bei Chaetoceras und völlig abweichend von den übrigen Arten der Gattung. Die Dinge sind also von Fall zu Fall verschieden und jeweils zu prüfen. Das um so mehr, als Bergon für die verschieden geformten Anhängsel des Ditylium Brightwelli auch eine verschiedene Entstehung angibt.

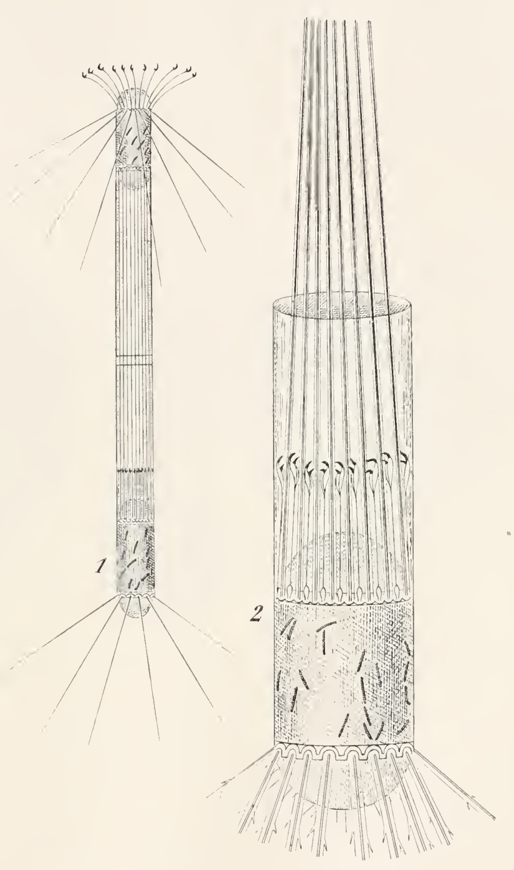


Fig. 130. *Corethron Valdiviae* n. Karsten.

Von Chaetoceras führt vielleicht der Weg hinüber zu Sceletonema, überhaupt zu den Formen, welche in ähnlicher Weise wie dieses durch zahlreiche Stäbchen miteinander verkettet sind, z. B. auch zu Lauderia. Die Plasmaleiber der jungen Schwesterzellen weichen zwar mit der Hauptmasse auseinander, bleiben aber durch dünne Plasmafäden miteinander verbunden. Diese werden dann von verkieselter Hautmasse röhrenförmig umhüllt und

damit sind die „Verbindungsstäbchen“ fertig (Bergon, Karsten, Otto Müller).

Corethron zieht noch nach vollendeter Kernteilung seine Plasmamassen (Karsten) ganz gegen die beiden Zellenden zurück, sie werden fast kugelförmig (Fig. 130, *1*) und bilden nun auch in dem Hohlraum erst die Fangarme, später die langen Borsten aus. Ob dabei der Zwischenraum zwischen den Schwesterzellen noch wachse, übersehe ich nicht ganz. Jedenfalls lösen sich schließlich (Fig. 130, *2*) die Gürtelbänder an der Verbindungsstelle voneinander. In diesem Zeitpunkt sind aber die Borsten noch von ihnen umhüllt (Fig. 130, *2*), um sie vollends in Freiheit zu setzen wachsen die jungen Kugelzellen in die Länge, d. h. die jüngeren Schalen schieben sich im alten Gürtelband vor, bis sie dessen Rand erreichen, nun erst spreizen die Borsten auseinander oder biegen sich (an der Oberschale) gar rückwärts. Sie müssen also an der Basis noch lange wachstumsfähig sein.

In allen vorerwähnten Fällen wachsen offenbar die Fortsätze von innen heraus, und das wird auch bei den Fortsätzen, Buckeln usw. anderer Arten der Fall sein, die wir nicht erwähnten. Selbst dünne Fortsätze enthalten zunächst Protoplasma, später freilich kann das ganze mit Wandmasse ausgefüllt, das Plasma zurückgezogen werden; es ist deswegen nicht nötig, anzunehmen, daß der Raum, welcher zwischen den beiden Schwesterzellen nach der Kontraktion der Zelleiber liegt, Protoplasma enthalte, wie das Otto Müller tat, unter dem Hinweis, daß ja auch in den neugebildeten Schalen Poren genug vorhanden seien. Karsten, und für einige Formen auch Schütt, glauben denn auch, daß der fragliche Raum Flüssigkeit, etwa den Zellsaft enthalte, der bei Kontraktion der Zellen aus diesen ausgetreten sei. Bewiesen scheint mir freilich weder das eine noch das andere und die Frage wird nicht vereinfacht durch den Umstand, daß Karsten für Goßleriella, Planktoniella und Valdiviella extramembranöses Plasma glaubt nachgewiesen zu haben.

Wir sagten oben (S. 171), daß Gossleriella seine Hörner und Strahlen nur an der Oberschale trägt und zwar als Kranz seitlich am Gürtelbande. Die Unterschale entbehrt zunächst der Strahlen. Vor der Teilung aber werden solche an ihr gebildet. Die jungen Anhängsel erscheinen am Rande der Unterschale als einwärts gekehrte Fortsätze, welche auffallenderweise der Schalenfläche angedrückt sind, derart, daß die Spitzen nach innen zeigen. Die Gebilde wachsen in radiärer Richtung gegen das Zentrum zu. In Fig. 131, *3* ist ihre Lage zu erkennen. Aus dieser werden sie später, nach Isolierung der jungen Zellen, befreit; durch einen besonderen Mechanismus (Karsten) klappen sie nach außen und erhalten so die früher geschilderte Lage. Nach Karsten ist der Schalendeckel auswärts von Plasma überzogen (also extramembranös), in diesem differenzieren sich die kleineren Strahlen, die derberen dürften von innen heraus gebildet werden, denn in ihrem Lumen findet sich, zeitweilig wenigstens, Plasma.

Planktoniella hat den Schweberand ebenfalls nur an der Oberschale, nach der Teilung entbehrt die Zelle, welcher die Unterschale zufällt, zunächst desselben. Nach Karstens Beobachtungen treten durch die in regelmäßigen Abständen geordneten Randporen (Fig. 131, *1*) Plasmastränge, welche sich außerhalb der Zelle verbreitern und nun die Kammern des Flügelrandes erzeugen. Diese sind anfänglich (Fig. 131, *2*) ziemlich kurz, aber das in ihnen enthaltene Plasma baut sie in radialer Richtung immer weiter aus.

Wie sich bei anderen Diatomeen die Frage des extramembranösen Plasmas lösen werde, steht wohl noch dahin.

Diejenigen Centricae, welche als neritische Formen in einer gewissen Abhängigkeit vom Meeresgrunde bzw. von den Küsten stehen, bilden vielfach Dauerzellen, die in der ungünstigen Jahreszeit zu Boden sinken, zu anderen Zeiten aber Fäden usw. liefern, welche wieder aufsteigen. Am bekanntesten sind die Dauerformen der Gattungen Chaetoceras, Rhizosolenia, Bakteriastrum, Attheia und Melosira (Gran, Schütt, Schroeder, Ostenfeld, Okamura). Bei Chaetoceras zieht sich am Ende der Vegetationsperiode der Plasmakörper vom Panzer zurück (Fig. 132, *3*), er nimmt nur noch ein Drittel des ganzen Raumes ein und umgibt sich dann mit einer Kieselmembran, welche weit derber ist als die ursprüngliche. Auf dieser Membran entstehen Stacheln und Fortsätze, welche ganz anders aussehen als die Hörner an den vegetativen Zellen der Gattung. Bei Chaetoceras teres fand Mangin Gallerthaare ähnlich den oben (S. 169 beschriebenen).

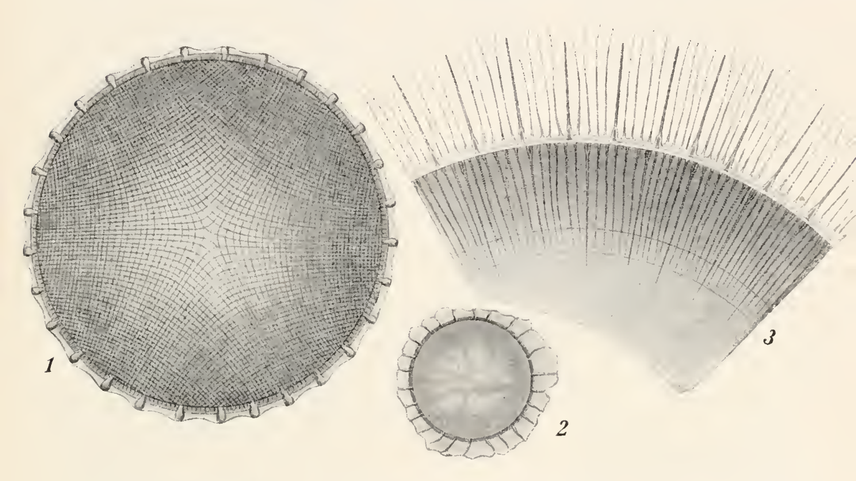


Fig. 131 n. Karsten. *1, 2 Planktoniella Sol*, Bildung des Randes. *3 Gossleria.* Stück vom Schalenrande. Man sieht die eingeklappten Stacheln der Unterschale.

Melosira zeigt die Dauersporen sowohl bei den marinen als auch bei den Süßwasser-Arten (Gran, Otto Müller).

Dieselben sitzen immer paarweise beisammen (Fig. 132, *1*, *2*). Otto Müller beschreibt die Sache so: Die aus den Hälften *1* und *2* bestehende Zelle bildet bei der Teilung derbwandige Hälften (u, $\bar{v}$), welche gebogene Schalen haben, so zwar, daß eine konkav ($\bar{v}$), die andere konvex (u) wird. Jetzt beginnen in *1* über $\bar{v}$ und in u über *2* neue Teilungen, sie werden aber nicht vollendet, vielmehr zieht sich das Plasma nach u und $\bar{v}$ hinein und wird dann von den neuen gewölbten Schalen z und $\bar{z}$ umschlossen. Die leer bleibenden alten Seitenteile (*1* u. *2*) zerbrechen später an dieser Stelle. Entstehen, wie das meist der Fall ist, mehrere Paare von Dauerzellen in einem Faden, so stehen je zwei derselben spiegelbildlich zueinander (Fig. 132, *1c*). Die seltsam gebogenen Wände, welche bei Melosira italica ein Sporenpaar trennen, fehlen bei M. hyperborea, aber auch

hier sind die sich berührenden Wände eines Paares anders gestaltet als die abgekehrten (Fig. 132, *2*).

Chaetoceras didymus bildet nach MANGIN in den Fäden, welche Sporen erzeugen, zunächst Zellen aus, deren eine Schale mitsamt ihren Hörnern dicker ist als die der normalen Zellen. Die Spore entsteht in der dickwandigen Zellhälfte und da deren immer zwei zusammenhängen, auch wenn der Faden-

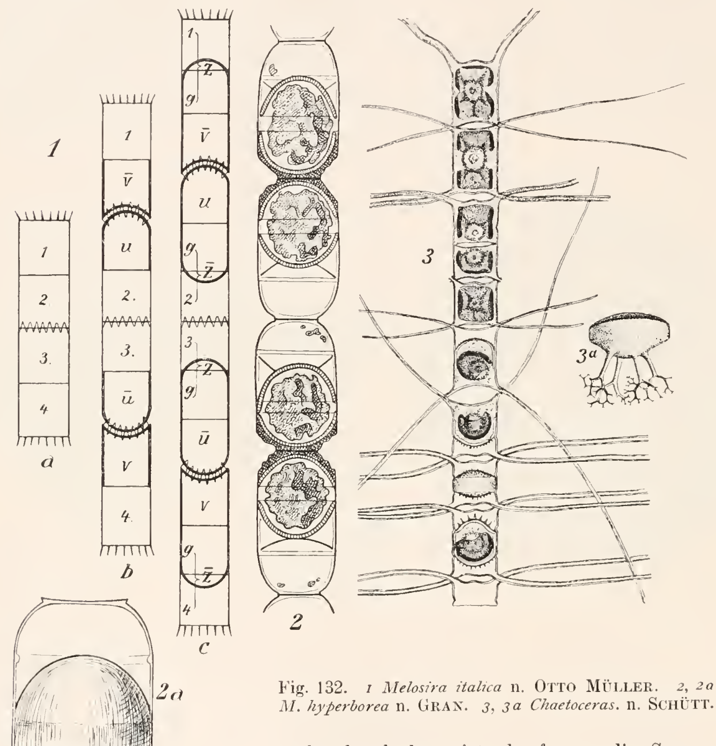


Fig. 132. *1 Melosira italica* n. OTTO MÜLLER. *2, 2a M. hyperborea* n. GRAN. *3, 3a Chaetoceras*. n. SCHÜTT.

verband gelockert ist, da ferner die Sporen lange in der Mutterzelle liegen bleiben, findet man auch sie paarweise beisammen.

Für Stephanopyxis beschreibt BERGON paarig entwickelte Dauersporen.

Die A u x o s p o r e n bildung erfolgt bei den Centricae, soweit unsere Kenntnisse reichen, immer auf ungeschlechtlichem Wege. Bei Biddulphia (und wohl auch bei anderen Gattungen) sind es nicht die kleinsten Zellen, welche zu einer Verjüngung schreiten, sondern solche von mittlerer Größe (BERGON). Die Sache liegt hier also ähnlich wie bei den Pennatae (S. 160). BERGON gibt an, daß bei Biddulphia, die er genauer untersuchte, in den zur Auxosporenbildung bestimmten Zellen eine Zweiteilung einsetzt, dann weichen die Schalen auseinander und die Plasmamassen treten heraus, um sich vor der entstandenen Öffnung am Gürtelband abzurunden (Fig. 133, *1*).

Schon dabei schwillt die nackte Zelle auf und streckt sich quer in der Richtung der neuen Achse (Fig. 133, *2*). Nach vollendeter Streckung umgibt sich das Ganze mit einer Haut, dem Perizonium, das jedenfalls zunächst unverkieselt ist. Bald weicht das Plasma einseitig vom Perizonium zurück (Fig. 133, *3*) und bildet nun eine Schale ganz ähnlich, wie wir es bei der Zellteilung geschildert haben. Zuerst werden die medianen Spinae angelegt, dann erscheinen auch die seitlichen Hörner (Fig. 133, *4*). Beide durchbohren das Perizonium (Fig. 133, *5*). Währenddem wandert der Kern nach der entgegengesetzten Seite, also dorthin, wo Neubildung stattfindet, und nun wird auch hier (Fig. 133, *5*, *6*) eine Schale entwickelt. Während die erste von den normalen Zellen noch in Einzelheiten abweicht, ist diese zweite Schale schon annähernd so gebaut wie die der üblichen Zellen.

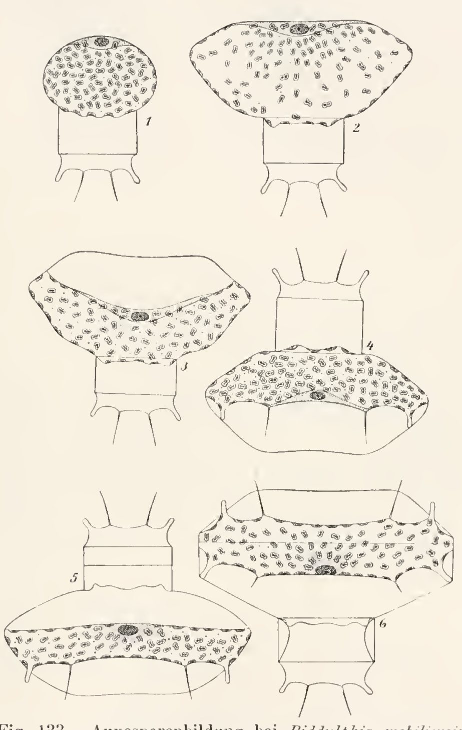


Fig. 133. Auxosporenbildung bei *Biddulphia mobiliensis* n. BERGON.

Bei Corethron (KARSTEN) wird der ganze Inhalt einer Zelle zur Bildung der Auxosporen verbraucht. Die Gürtelbänder kleiner Zellen (ob der kleinsten?) weichen auseinander, der Inhalt tritt heraus und formt sich zu einem Cylinder, der noch beiderseits mit Zapfen in den alten Schalen steckt (Fig. 134, *2*). Der Cylinder wird vom Perizonium umhüllt. In diesem zieht sich das Plasma am Oberende weit zurück (Fig. 134, *2*) und bildet dann die Oberschale mit den Anhängen, später erfolgt das Gleiche bezüglich der Unterschale, wie aus Fig. 134, *3* unschwer zu ersehen. Auch hier weichen die ersten Schalen etwas von den späteren ab.

Nach dem geschilderten Verfahren bilden auch andere Centricae ihre Auxosporen. Gewisse Abweichungen aber sind z. B. bei Melosira gegeben. Nach OTTO MÜLLER und OSTENFELD wird bei M. islandica die aus der Mutterzelle austretende kugelige Plasmamasse mit einer Haut umgeben, an der alsbald im Äquator ein Gürtel auftritt. Der Inhalt kontrahiert sich hier nicht, sondern es beginnt eine Streckung in der Längsachse unter erheblicher Verlängerung des Gürtels (Fig. 135, *6*) und dann entstehen in diesem zwei neue Schalen von normalem Bau, wie bei der normalen Teilung. Solche wiederholt sich mehrfach und so entstehen Fäden, die aber an ihren Enden

noch die halbkugeligen Wände tragen, welche einst die Auxospore umhüllten (Fig. 135, 7). Andere Melosira-Arten dürften sich gleich verhalten.

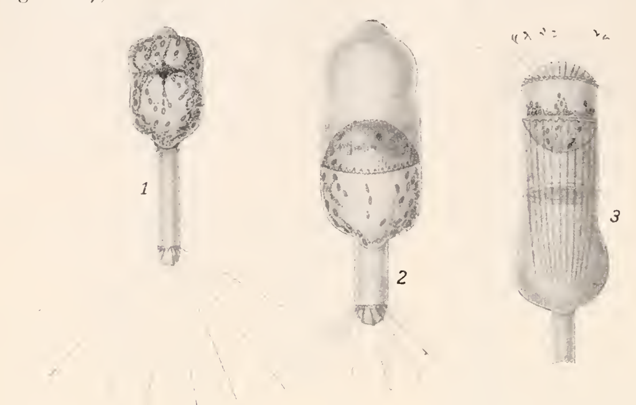


Fig. 134. Auxosporenbildung bei *Corethron Valdiviae* n. KARSTEN.

Coscinodiscus dagegen dürfte nach OSTENFELD in der Hauptsache sich an Biddulphia, wohl auch an die gleich zu besprechende Aulacodiscus anschließen.

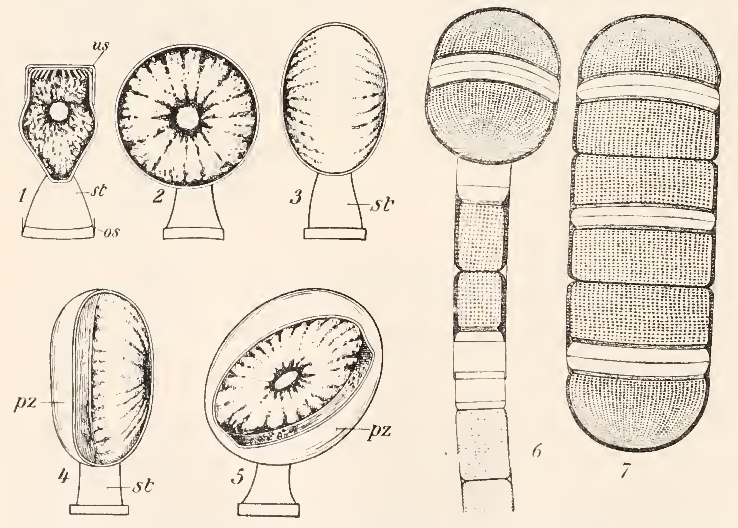


Fig. 135. Auxosporenbildung. *1—5 Arachnoidiscus Ehrenbergii* n. YENDO. *6* u. *7 Melosira islandica* n. OTTO MÜLLER. *os* Oberschale, *us* Unterschale, *st* Gallertstiel, *pz* Perizonium.

Schon bei gewissen Vertretern der Gattung Melosira ist die Hauptachse der Auxosporen anders orientiert als die der Mutterzellen. Bei

anderen Formen ist das ganz besonders augenfällig. Die Zellen von Arachnoidiscus sitzen nach YENDO mit der Oberschale an der Unterlage fest (*os*). Bei Beginn der Auxosporenbildung wird die Unterschale (*us*) abgesprengt (Fig. 135, *1*) und hochgehoben. Das geschieht unter Mitwirkung eines Gallertstieles (*st*) der die Plasmamassen (*pl*) auf seinem Scheitel trägt. Letztere stellt die Auxospore dar.

BERGON dürfte ähnliches bei Biddulphia vor sich gehabt haben. Die junge Auxospore von Arachnoidiscus ist kreiselförmig (Fig. 135, *1*), später aber formt sie sich zu einem dick bikonvexen Körper, dessen Hauptachse senkrecht zur Längsachse seiner Mutterzelle steht (Fig. 135, *2*, *3*). Schon vorher ist das Perizonium gebildet, und in diesem entsteht dann die neue trommelförmige Zelle unter den üblichen Kontraktionen (Fig. 135, *4*, *5*). Schließlich wird das Perizonium gesprengt. Dieses ist hier nach YENDO und AKATSUKA stark verkieselt. Für andere Gattungen vermisse ich Angaben hierüber.

Auch bei anderen Gattungen, zumal bei Chaetoceras und Rhizosolenia ist die Achse der Auxosporen um 90° gegen die Längsachse der Mutterzellen bzw. Fäden gedreht. Doch kommen bei Rhizosolenia auch Fälle vor, in welchen die Auxospore sich in die Verlängerung der Mutterachse setzt. Für gewöhnlich (Fig. 136, *1*) öffnen sich die Zellen jener Gattungen in den Gürtel- oder Zwischenbändern, die Auxospore tritt als blasige, oft kugelige Zelle heraus und in dieser beginnt die Differenzierung in bekannter Weise (Fig. 136, *2*). Die z. B. bei Chaetoceras medium gebildeten Ketten stehen dann senkrecht zu den alten (Fig. 136, *3*). Über weitere Fälle s. u. a. PAVILLARD.

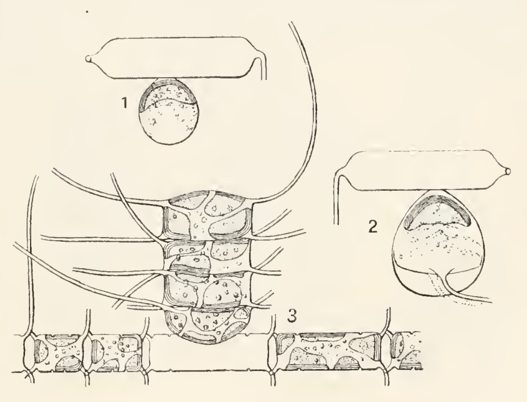


Fig. 136. Auxosporenbildung n. SCHÜTT. *1* u. *2* *Chaetoceras cochlea*. *3* *Chaetoceras medium*.

In der ersten Auflage meines Buches konnte ich wenig von Mikrosporen berichten, damals lagen nur Angaben von MURRAY für Coscinodiscus und Chaetoceras, von GRAN für Rhizosolenia und Chaetoceras vor, letzterer hatte auch schon Kernvermehrungen wahrgenommen. Die Dinge wurden vielleicht nicht genügend beachtet. Inzwischen sind durch GRAN, KARSTEN, BERGON u. a. diese Mikrosporenbildungen genauer beschrieben worden.

Halten wir uns an KARSTENS Corethron, bei welcher man einige Wahrscheinlichkeit hat — mehr freilich nicht — den ganzen Entwicklungsgang zu übersehen. Der Kern der Zelle zerfällt durch wiederholte, ganz normale Mitosen in eine große Zahl — bis zu 128 — von Kernen. Um diese ballt sich Protoplasma, die Sache endet damit, daß die angegebene Menge von nackten, runden Zellen (Fig. 137, *1*) die Mutterzelle ausfüllt.

Sie werden durch Aufreißen der Gürtel- oder Zwischenbänder frei. Eigenbewegung wurde nicht wahrgenommen. Nach KARSTENS Vermutung verschmelzen die so entstandenen Mikrosporen paarweise. Die Zygote zerfällt nach voraufgegangener Kernteilung in zwei Zellen (Fig. 137, *2*), und zwar liefert der Zygotenkern vier Tochterkerne, von welchen je ein Paar auf jede Tochterzelle, d. h. auf jeden Keimling kommt (Fig. 137, *2*). Anfangs völlig gleich, werden die Kerne eines Paares bald verschieden, der eine vergrößert sich wohl noch etwas, der andere wird kleiner und kleiner, um schließlich ganz zu schwinden. Inzwischen haben sich die einzelnen Keimlinge vergrößert und gestreckt, man erkennt ein Oberende und an diesem bildet sich dann die erste Oberschale aus. Nun durchbricht der Keimling die Hülle, welche ihn — perizoniumähnlich? — umgab und wird zur normalen Corethronzelle (Fig. 137, *4*).

Schon vor KARSTEN hatte GRAN an Chaetoceras und Rhizosolenia die Kernteilungen wahrgenommen, auch die Mikrosporen lebend beobachtet, er bezeichnet sie als nackte Zellen und erwähnt von Bewegung nichts, ihr Schicksal blieb ihm unbekannt. SCHILLER und OSTENFELD bestätigten die Angaben an Chaetoceras decipiens, die auch GRAN vor sich hatte, und ersterer findet größere Mikrosporen, die er für weibliche, kleinere, die er für männ-

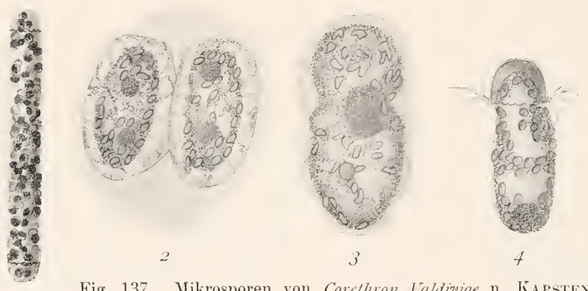


Fig. 137. Mikrosporen von *Corethron Valdiviae* n. KARSTEN.

liche Gameten hält. Im übrigen stimmt er der KARSTENschen Deutung zu. Nach ihm geht die Mikrosporenbildung bei der Keimung der Dauerzellen — in der Adria vorzugsweise im Oktober—November — vor sich.

BERGON und PAVILLARD fanden in den Wintermonaten an den französischen Küsten Mikrosporen bei Biddulphia und Coscinodiscus. Für Biddulphia schildert BERGON den viel besprochenen Vorgang (s. PERAGALLO, KARSTEN u. a.) in folgender Weise: Die Zellen teilen sich (Fig. 138, *1*) zunächst in zwei Hälften und diese werden durch eine gekrümmte Wand abgeschlossen, die an die alten Schalenhälften ansetzt, aber nicht deren Struktur hat. BERGON nennt diese Zellen Sporangien, denn deren Inhalt zerfällt nun (Fig. 138, *2*) nach voraufgegangener Kernteilung in gerundete Ballen, die sich immer weiter zerlegen; so entstehen schließlich zahlreiche zunächst gerundete, nackte Zellchen (Fig. 138, *4*), die später länglich werden, zwei seitlich inserierte Geißeln führen und dann unter Absprengung der runden Schalenhälfte ins Freie gelangen. BERGON zeichnet in den Schwärmern Chromatophoren, es sind deren aber nur wenige, denn bei den sukzedanen Teilungen in den Sporangien wird die Zahl der zu einem Kern gehörigen Farbkörper

immer kleiner. Über das Schicksal der Biddulphia-Schwärmer ist mir nichts bekannt.

Pavillard schildert die Schwärmerbildung für Coscinodiscus, bei dem schon Einzelwahrnehmungen von Murray u. a. gemacht waren (s. a. Selk), ganz ähnlich wie Bergon nur in Einzelheiten weicht er von ihm ab Er findet (Fig. 138, *5*) zwei gleich lange Geißeln (wie bei den Chlorophyceen) an der Spitze der birnförmigen Schwärmer, außerdem sah er, wie Schiller, zweierlei bewegliche Zellen. Die einen hatten zwei bis vier Chromatophoren und waren etwas größer als die anderen, welche der Farbkörper entbehrten.

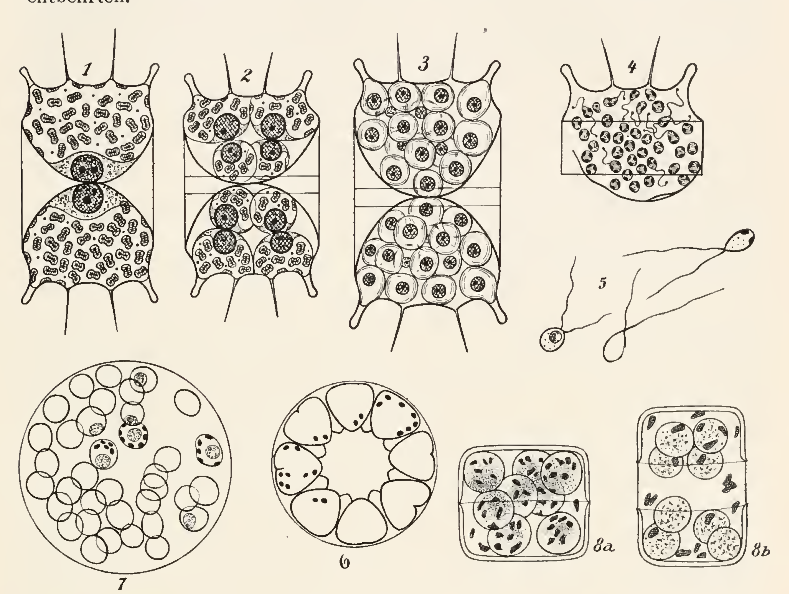


Fig. 138. Mikrosporenbildung. *1—4 Biddulphia mobiliensis* n. Bergon. *5—7 Coscinodiscus* n. Pavillard. *8 Melosira varians* n. Paul Schmidt.

Das erinnert nun wieder an Beobachtungen, die mir Paul Schmidt durch Karsten in freundlicher Weise zur Verfügung stellte. Er bildet größere farbige und kleinere farblose Schwärmer ab (Fig. 138, *8*). Die Zellchen haben zwei Geißeln wie bei Coscinodiscus. Daneben sah Schmidt bewegliche Zellen mit vier Geißeln, die er wohl mit Recht als Zygoten anspricht.

Die vorerwähnten Befunde gestatten noch kein volles Bild; die Beobachtungen der französischen Forscher zeigen zwar lückenlos die Entstehung der Mikrosporen, aber sie geben keine Auskunft über deren Schicksal, die Wahrnehmungen Karstens, für die Anfangsstadien nicht vollständig, lassen die Bedeutung der Mikrosporen wenigstens vermuten, ebenso die Beobachtungen von Schmidt. Man darf danach schon mit einiger Sicherheit annehmen, daß die Mikrosporen, mögen sie beweglich oder unbeweglich sein, Gameten sind.

Wenn aber das der Fall ist, wie sind die Auxosporen zu beurteilen, die ja nach den Angaben verschiedener Forscher bald gleichzeitig mit den Mikrosporen, bald in anderen Entwicklungsperioden auftreten, und zwar, wie die Mikrosporen auch in weitgehender Unabhängigkeit von der Zellgröße; also doch wohl in Abhängigkeit von der Außenwelt. Die Sache ist umso schwieriger, als wir ja bei den pennaten Formen in den Auxosporen die Zygoten oder doch die Parthenosporen sehen müssen. So erhebt sich die Frage: sind die Auxosporen in beiden Gruppen überhaupt gleichwertige Gebilde? Das ist nicht leicht zu sagen. So sehr man vor der Entdeckung der Mikrosporen geneigt war, sie als Homologa zu betrachten, so sehr wird man jetzt doch wohl Zweifel an dieser Homologisierung hegen dürfen. Wenn freilich bei den Pennatae auch Mikrosporen vorkommen (S. 167), dann werden wir vielleicht nochmals unsere Anschauungen revidieren müssen.

Verwandtschaften.

So kommen wir von selbst zu der Frage, die Karsten, Peragallo, Bonnet und andere beschäftigte, ob denn die pennaten und zentrischen Formen so nahe zusammen gehören wie man bislang annahm. Die genannten Forscher haben jene Frage, wie mir scheint, mit Recht verneint, und deshalb habe ich beide Gruppen getrennt behandelt.

An sich ist ja der Zellenbau der gleiche, wenigstens der Hauptsache nach, die Beweglichkeit der meisten Pennaten, das Schweben der meisten Centricae hat aber gewaltige Unterschiede in der Formgestaltung hervorgerufen, die auch auf die Zellteilungen zurückgreift; aber das würde noch eine Trennung kaum rechtfertigen. Wichtiger ist schon das Vorhandensein von Dauerzellen usw. bei den Planktonten, das Fehlen derselben bei den Grunddiatomeen. Entscheidend endlich ist die Art der Fortpflanzung. Bei den Pennaten sind die Auxosporen geschlechtlich erzeugt, d. h. Zygoten, oder, wo der Geschlechtsakt fehlt, sind sie apogame Bildungen — Parthenosporen, das läßt sich scharf verfolgen. Die Centricae bilden ihre Auxosporen völlig ungeschlechtlich, von einer Apogamie läßt sich nichts nachweisen, und so darf man eigentlich nicht in beiden Abteilungen den Namen Auxospore gleichmäßig benutzen. Der Geschlechtsakt liegt an einer ganz anderen Stelle im Entwicklungsgange und weist, soweit erkennbar, ganz andere Formen auf. Damit im Zusammenhang steht auch eine völlig verschiedene Verteilung der haploiden und diploiden Phasen.

Bei den Centricae ist allein die Zygote diploid, schon die Keimlinge erhalten die einfache Chromosomenzahl und mit dieser behaftet wandeln alle deren Nachkommen durchs Leben bis zum Augenblick einer neuen Befruchtung. Die Pennatae haben natürlich auch die diploide Zygote, aber das ist auch das einzige, was sie puncto Chromosomenzahl mit den Centricae gemein haben, denn alle Nachkommen der Zygote sind diploid, haploid sind allein die Gameten, bei deren Bildung ja (S. 162) die Reduktion Platz greift.

Wer auf solche Unterschiede in der Chromosomenzahl besonderen Wert legt, muß eigentlich daraufhin beide Gruppen mit einem scharfen Schnitt trennen. Indes werden wir bei der Behandlung der Florideen noch zeigen können, daß diese Eigenschaften einer Gruppe kaum das Entscheidende sein können. Wir unsererseits legen jedenfalls auf den gesamten Entwicklungsgang das größere Gewicht.

Immerhin stimmt sowohl der Phasenwechsel wie auch die ganze Art der Fortpflanzung bei den Centricae weitgehend mit den Mesotaeniaceen überein und Karsten hat denn auch enge Beziehungen dieser beiden Gruppen angenommen.

Die Pennatae will er dann den Desmidiaceen, bzw. deren Vorfahren nähern, und ich habe ja ähnliche Gedanken auch schon ausgesprochen. Aber ich glaube doch, wir müssen nicht vergessen: bei den fraglichen Diatomeen Teilung der Zellen und Reduktion vor der Kopulation in den Gameten, bei den Conjugaten Zell- und Kernteilung nach der Vereinigung, d. h. bei Keimung der Zygoten. Das wird wieder für manche ein Grund sein, beide Gruppen weit voneinander zu entfernen; für mich ist es das nicht, aber ich kann nicht leugnen, daß es zur Vorsicht mahne. Wie weit im übrigen der Phasenwechsel der Kerne für die Erkennung von Verwandtschaften ins Gewicht falle, soll später erörtert werden.

Eins geht aber aus den Befunden der neueren Zeit klar hervor, man darf, auch wenn man die Conjugaten und Diatomeen für verwandt hält, sie nicht mehr als Acontae zusammen fassen, diesen Namen wird man, wie es einst Blackman getan, wieder allein für die Conjugaten verwenden müssen. Und bei der Unsicherheit, die augenblicklich doch unweigerlich herrscht, verzichte ich auch darauf, im Gegensatz zu früher, einen gemeinsamen Namen für beide Gruppen zu schaffen, in der Hoffnung, daß weitere Untersuchungen an den Centricae noch eine bessere Grundlage für die Beurteilung der Verwandtschaften bieten werden.

Nicht wenige Forscher haben sich damit begnügt, die vorerwähnten Zusammenhänge zu verteidigen, aber es erhebt sich nun doch die Frage, ob nicht die Wurzeln von Diatomeen und Conjugaten bei einfacher organisierten Lebewesen, etwa bei den Flagellaten, zu finden seien, zu welchen man ja ohnehin gern hinabsteigt.

Man könnte die Conjugaten, worauf schon Falkenberg hindeutete und was Wille verteidigte, von den Chlamydomonaden herleiten bzw. eine gemeinsame Stammform für beide annehmen. Da bei den ersteren schon eine gewisse Neigung vorhanden ist, sich in Schalen einzukapseln wie bei Phacotus, und da vor allem viele Chlamydomonaden vor der Kopulation (S. 217) ihre Hülle sprengen, um die Gameten vereinigen zu können, läßt sich davon wenigstens reden, und das hat Pascher mit Nachdruck getan.

Die Diatomeen müßte man dann auf gelbe resp. braune Flagellaten zurückführen, und man müßte dann weiter annehmen, daß es Flagellaten gab, welche bei gleichem Bau nur verschieden gefärbt waren; diese hätten sich dann weiter differenziert. Es mögen aus ihnen dann Cryptomonaden und Peridineen entsprungen sein, welche die Variabilität der Farben noch besitzen, viel später können sich aus der Urgruppe nicht bloß Diatomeen, sondern auch Conjugaten abgesondert haben und bei dieser Gelegenheit hat sich wohl eine Trennung der Farben vollzogen, die nun in den großen Gruppen konstant geworden ist. Das mag manchen zu kühn erscheinen, aber man muß das alles doch einmal erwägen. So ist es gewiß nicht überflüssig, wenn Pascher in einer Mitteilung, die in dem Moment erschien, als ich die obigen Zeilen zum Druck gab, erneut auf die vielen Ähnlichkeiten aufmerksam macht, welche zwischen den Chrysomonaden, Heteroconten und Diatomeen bestehen, er erinnert an den Schalenbau und an die Verkieselung der Membran, die in allen Gruppen auftritt, weist auf die Ähnlichkeit der gelben Farbstoffe hin usw. So will er denn die erwähnten Gruppen als Chrysophyten zusammenschließen. Wenn ich auch nicht in allem zuzustimmen vermag, halte ich das alles doch für erwägens-

wert. Jedenfalls ist diese Hypothese besser fundiert als die von PERAGALLO. Er geht von nackten farbigen Amöben aus. Diese kapselten sich ein (Thekamöben) und lieferten die gemeinsame Basis für Peridineen und zentrische Diatomeen. Aus den Nacktamöben gingen fernerhin Chromomonaden hervor, um sich zu den Pennatae einerseits, den Phaeophyceen andererseits weiterzubilden. Die Universalamöbe erzeugte auch Chloromonaden, welche die Basis für die Vovacales abgaben.

Auch mit dieser Vermutung sind die Hypothesen nicht erschöpft. —

Literatur.

Die vorstehende Darstellung der Bacillariengruppe gründet sich, wie schon erwähnt, in erster Linie — ohne eigene Untersuchungen — auf die Arbeiten von PFITZER, OTTO MÜLLER, KLEBAHN, G. KARSTEN, FR. SCHÜTT und LAUTERBORN. Die gesamte Diatomeenliteratur hier aufzuführen, ist unmöglich und auch kaum nötig, weil aus den hierunter verzeichneten Werken die wichtigsten Arbeiten zu finden sein werden.

AZPEITIA MOROS, F., La Diatomologia Española en los comenzos del siglo XX. Asoc. Progr. scienc. Madrid 1911.

BACHMANN, H., Cyclotella bodanica var. lemanica O. Müller im Vierwaldstättersee und ihre Auxosporenbildung. Botanische Untersuchungen des Vierwaldstättersees. Pringsh. Jahrb. 1903. **39**, 106—133.

BALLY, W., Über Gallertbildung bei Chaetoceras-Arten. Ber. d. d. bot. Ges. 1908. **26a**, 147—51.

BENECKE, W., Über farblose Diatomeen der Kieler Föhrde. Pringsh. Jahrb. **13**, 535—72.

BERGON, P., Études sur la flore diatomique du Bassin d'Arcachon et des parages de l'atlantique voisins de cette station. Bull. de la soc. sc. d'Arcachon. Bordeaux 1903. **6**, 39.

—, Note sur un mode de sporulation observé chez le Biddulphia mobiliensis. Soc. sc. Arcachon. Stat. biol. 1903. **6**, 127.

—, Note sur certaines particularités remaquables observées chez quelques espèces de diatomées du Bassin d'Arcachon. Microgr. prép. 1905. **13**, 241.

—, Biologie des Diatomées. Les processus de divisions, de rajeunissement de la cellule et de sporulation chez le Biddulphia mobiliensis. Bull. soc. bot. de France 1907. 4 sèr. **7**, 327.

BERTHOLD, G., Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1884.

BOCAT, L., Sur la marennine de la Diatomée bleue; comparaison avec la phycocyanine. Compt. rend. soc. biol. 1907. **62**, 1073—77.

BONNET, J., Reproduction sexuée et alternance des générations chez les algues. Progressus rei botanicae 1914. **5**, 1.

BORSCOW, EL., Die Süßwasser-Bacillariaceen des S.-W.-Rußland. Kiew 1873.

BUTCHER, T. W., The structural detail of Coscinodiscus asteromphalos. Journ. r. micr. soc. 1911, 722.

COMÈRE, J., La coloration anormale des Diatomées epiphytes. Nuova Notarisia 1909. **20**, 1.

DIPPEL, L., Diatomeen der Rhein-Mainebene (372 farb. Abb.). Braunschweig 1905.

EHRENBERG, C. G., Mikrogeologie. Leipzig 1854/56.

FORTI, A., Primo elenco delle Diatomee fossili contenute nei depositi miocenici di Bergonzano (Reggio d'Emilia). Nuova Notarisia 1908. **19**, 1—4.

—, Contribuzioni diatomologiche. Atti r. ist. v. di sc. lett. ed. art. 1910. **69**, 1249—1312.

—, Primo elenco delle Diatomee fossili contenute nei calcari marmosi biancastri di Monte Gibbio (Sassuolo-Emilia). Nuova Notarisia 1912. **23**, 1—8.

—, Contributioni Diatomologiche. Atti r. ist. Veneto sc. 1912. **71**, 677. 1913. **72**, 1535.

FUNK, GEORG, Beobachtungen über Bewegungen von Bacillariaceenkolonien und deren Abhängigkeit von äußeren Reizen. Mitteil. aus der zool. Station zu Neapel 1914. **22**, 45—58.

—, Notizen über Meeresdiatomeen. 1. Über das Vorkommen der blauen Diatomee bei Neapel. Ber. d. d. bot. Ges. 1919. **37**, 187. 2. Zur Biologie der Homoeocladia Martiana. Ebenda p. 189. 3. Die tagesperiodischen Bewegungen bei Bacillaria paradoxa. Ebenda p. 190.

GRAN, H. H., Diatomaceae, Silicoflagellata og Cilioflagellata. Den norske Nordhavs Expedition 1876—1878. Christiania 1897.

Gran, H. H., Das Plankton des nordischen Nordmeeres. Report of norweg. Fishery and Marine-Investigations 1902. **2**, No. 5.

—, Die Diatomeen der arktischen Meere. I. Die Diatomeen des Plankton. Römer u. Schaudinn. Flora arctica 1904. **3**.

Hartridge, H., A method of investigating Diatom structure. Journ. r. microsc. soc. 1913, No. 215, 365—372.

Heinzerling, Otto, Der Bau der Diatomeenzelle mit besonderer Berücksichtigung der ergastischen Gebilde usw. Bibliotheca botanica 1908. **69**.

Heurck, van, Synopsis des Diatomées de Belgique. Anvers 1880/85.

—, Traité des Diatomées, contenant des notions sur la structure, la vie, la récolte, la culture et la préparation des Diatomées, la description et la figure de toutes les espèces trouvées dans la Mer du Nord et les contrées environnantes. In 8. Avec figures. Anvers 1899.

Hustedt, Fr., Süßwasserdiatomeen Deutschlands. Stuttgart 1908.

—, Beiträge zur Algenflora von Bremen. 4. Bacillariaceen aus der Wümme. Abh. d. naturwiss. Vereins in Bremen 1911. **20**.

Jackson, Daniel D., Movements of Diatoms and other microscopic plants. The Amer. Naturalist 1905. **39**, 287.

Karsten, G., Die Diatomeen der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunters. usw. von Kiel u. Helgoland. Abt. Kiel. N. F. **4**. 1899.

—, Die Auxosporenbildung der Gattungen Cocconeis, Surirella u. Cymatopleura. Flora 1900. **87**, 251.

—, Über farblose Diatomeen. Flora. **89**, 404—433.

—, Die sogenannten „Mikrosporen“ der Planktondiatomeen und ihre weitere Entwicklung, beobachtet an Corethron Valdiviae n. sp. Ber. d. d. bot. Ges. 1904.**22**, 544—54.

—, Das Phytoplankton (antarkt. ind. atlant). Wiss. Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Exped. 1907. **2**.

—, Über die Reduktionsteilung bei der Auxosporenbildung von Surirella saxonica. Zeitschr. f. Bot. 1912. **4**, 417—428.

Klebahn, H., Zur Kenntnis der Auxosporenbildung. I. Rhopalodia gibba O. M. Pringsh. Jahrb. 1896. **29**, 595.

Köhler, A., Mikrophotographische Untersuchungen mit ultraviolettem Licht. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie 1904. **21**, 119.

Lankester, E. Ray, On green Oysters. Quart Journ. of micr. sc. 1886. New ser. **26**, 71.

Lauby, A., De l'action des eaux minérales sur la striation et la forme des valves des Diatomées. Compt. rend. hebd. Acad. d. Sciences. Paris 1909. **149**, 529—532.

Lauterborn, Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig, Engelmann 1896.

Lüders, J. E., Beobachtungen über die Organisation, Teilung und Kopulation der Diatomeen. Bot. Zeitg. 1862. **20**, 41.

Maillefer, A., Étude biometrique sur le Diatoma grande WSm. (Thèse.) 8°, 67 S. Lausanne 1907.

Mangin, L., Sur la constitution de la membrane chez les Diatomées. Compt. rend. 1908. **146**, 770—73.

—, Observations sur les Diatomées. Ann. sc. nat. 1908. 9 sér. **8**, 177.

—, La sporulation chez les Diatomées. Revue sc. 1912. **50**, ² 481.

Meinhold, Th., Beiträge zur Physiologie der Diatomeen. (Diss. Halle.) Beitr. z. Biol. d. Pflanz. (Cohn). 1911. **10**, 353—386.

Meister, Fr., Die Kieselalgen der Schweiz. (58 Taf.) Beitr. z. Kryptogamenflora d. Schweiz. Bd. IV. Heft 1. 8°, 255 S. Bern 1912.

Mereschkowsky, C., Sur les types des auxospores chez les Diatomées et leur évolution. Ann. sc. nat. bot. 1903, 8e sér. **17**, 225—263.

—, Über Placoneis, ein neues Diatomeen-Genus. Beih. bot. Zentralbl. **15**, 1—30.

—, Nouvelles recherches sur la structure et la division des Diatomées. Bull. de la soc. des naturalistes de Moscou 1903.

—, Über farblose Pyrenoide und gefärbte Elaeoplasten der Diatomeen. Flora 1903. **92**, 77.

—, Sur la classification des Diatomées. Scripta bot. horti Petropol. 1901. **18**.

—, On Polynesian Diatoms. Ebenda 1902. **18**.

—, Sur Catenula un nouveau genre de Diatomées. Ebenda 1902. **19**.

—, Les types de l'endochrome chez les Diatomées. Ebenda 1903, **21**.

Miquel, P., Recherches expérimentales sur la physiologie, la morphologie et la pathologie des Diatomées. Annales de Micrographie 1892 u. 1893.

Möbius, M., Notiz über schlauchbildende Diatomeen mit zwei verschiedenen Arten Ber. d. d. bot. Ges. 1907. **25**, 247—50.

Molisch, H., Notiz über eine blaue Diatomee. Ebenda 1903. **21**, 23—26.

Müller, Otto, Über den feineren Bau der Zellwand der Bacillariaceen, insbesondere des Triceratium Favus Ehrbg. und der Pleurosigmen. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. hersg. v. Reichert u. du Bois-R. 1871, 619.

—, Verschiedene Aufsätze in Ber. d. d. bot. Ges. von 1885 an.

—, Die Zellhaut und das Gesetz der Zellteilungsfolge von Melosira arenaria Moore. Pringsh. Jahrb. 1884. **14**, 232.

—, Sprungweise Mutation bei Melosireen. Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **21**, 326.

—, Pleomorphismus, Auxosporen und Dauersporen bei Melosira-Arten. Pringsh. Jahrb. 1906. **43**, 49—88.

—, Die Ortsbewegung der Bacillariaceen VI. Ber. d. d. bot. Ges. 1908. **26**a, 676. Dasselbe VII. Ebenda 1909. **27**, 27—43.

Murray, G., On the reproduction of some marine Diatoms. Proceed of the roy. soc. of Edinburgh 1896/97. **21**, 207.

Okamura, K., Some Chaetoceras and Peragallia of Japan. The bot. mag. Tokyo 1907. **21**, 89—107.

Ostenfeld, C. H. and Wesenberg-Lund, C., A regular fortnightly explanation of the Plankton of the two Icelandic lakes Thingvallavatn and Myvatn. Proceed. of the royal soc. of Edinburgh sen. 1904/05, **25**², 1092.

Ostenfeld, C. H., Marine Plankton from the East-Greenland Sea. I. 1910.

—, A revision of the marine species of Chaetoceras Ehbg. sect. simplicia Ostf. Med. Kommiss. Havundersøgl. Plankt. 1912. **1**, 1—11.

Ott, E., Untersuchungen über den Chromatophorenbau der Süßwasserdiatomaceen usw. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Kl. 1900. **109**, 1. 769.

Palmer, Th. Ch. and Keeley, F. J., The structure of the Diatom girdle. Proc. acad. nat. sc. Philadelphia 1900. 465—475.

Palmer, Th. Ch., The Apparatus of Locomotion in Surirella. Procced. Delaware County Inst. of Sc. 1910. **5**.

—, Further notes on Diatom Locomotion. Ebenda 1911. **6**.

Pascher, A., Über die Übereinstimmungen zwischen den Diatomeen, Heterokonten und Chrysomonaden. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1921. **39**, 235.

Pavillard, J., Sur les auxospores de deux Diatomées pélagiques. Compt. rend. 1904. **139**, 615—617.

—, Etat actuel de la Protistologie végétale. Progressus rei bot. 1910. **3**, 474.

—, Observations sur les Diatomées (2e série). Bull. soc. bot. France 1913. **60**, 126—134.

Pelletan, J., Les Diatomées. Histoire naturelle, préparation, classification etc. Paris 1888 u. 1889.

Pénard, E., Sur la locomotion des Diatomées. Bull. herb. Boiss. 1907. 2e série. **7**, 75.

Peragallo, H., Sur la question des spores des Diatomées. Soc. sc. d'Arcachon Stat. biologique. Travaux des laboratoires 1904/05. **8**, 1.

—, Sur l'évolution des Diatomées. Ebenda 1906. **9**, 1—15.

—, Sur la division cellulaire du Biddulphia mobiliensis. Ebenda 1907. **10**, 1—26.

Petersen, C. G., Grüne Austern in Dänemark 1911/12. Internat. Revue d. ges. Hydrobiologie u. Hydrographie 1915/16. **7**, 39.

Pfitzer, E., Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen (Diatom.). Hansteins bot. Abh. Heft 2. 1871.

—, Bacillariaceen (Diatomaceen). Schencks Handb. d. Botanik. **2**.

—, Bacillariaceenliteratur in Justs Jahresber. **1** u. folg.

Provazek, S., Synedra hyalina, eine apochlorotische Bacillarie. Österr. bot. Zeitschr. **50**, 69—73.

Richter, O., Zur Physiologie der Diatomeen. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. math.-nat. Kl. 1906. **115** I, 27.

—, Zur Physiologie der Diatomeen. II. Die Biologie von Nitschia putrida Benecke. Denkschr. d. math.-nat. Kl. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien 1909. **84**, 1.

—, III. Über die Notwendigkeit des Natriums für braune Meeresdiatomeen. Sitz.-Ber. d. K. k, Acad. d. Wiss., Wien 1909. **118** I, 1337.

Sauvageau, C., A propos de la présence de la Diatomée bleue dans la Méditerranée. Soc. sc. d'Arcachon. Stat. biolog. 1906. **9**, 49—60.

—, Le verdissement des huitres par la Diatomée bleue. Ebenda 1907. **10**, 1—128.

Schiller, Jos., Ein neuer Fall von Mikrosporenbildung bei Chaetoceras Lorenzianum Grun. Ber. d. d. bot. Ges. 1909. **27**, 351.

Schmidt, A., Atlas der Diatomaceenkunde. In Verb. mit Gründler, Grunow, Janisch und Witt herausgegeben. 2. rev. Aufl. Fortges. von M. Schmidt u. F. Fricke. Leipzig.

Schönfeldt, H. von, Diatomaceae germanicae. Die deutschen Diatomeen des Süßwassers und des Brackwassers (456 Fig. u. 19 phot. Taf.). Berlin 1907. 4°. 263.

—, Bacillariales (Diatomeae). Heft 10 von A. Pascher, Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. 16°. 187 S. Jena 1913.

SCHRÖDER, B., Untersuchungen über die Gallertbildungen der Algen. Verh. d. nat.-hist.-med. Vereins zu Heidelberg 1902. N. F. **7**, 139.
—, Ber. d. d. bot. Ges. 1897. **15**, 365.
SCHROETER, C., und VOGLER, P., Variationsstatistische Untersuchungen über Fragilaria crotonensis Kitt im Plankton des Zürichsees in den Jahren 1896—1901. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich 1901. **46**, 185.
SCHÜTT, FR., Verschiedene Aufsätze in den Ber. d. d. bot. Ges. von 1885 an.
—, Über die Diatomeengattung Chaetoceras. Bot. Ztg. 1888. 161.
—, Zentrifugales Dickenwachstum der Membran und extramembranöses Plasma. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1899. **33**.
—, Zentrifugale und simultane Membranverdickungen. Ebenda 1900. **35**, und Bot. Ztg. 1900. 2. Abt. 245.
—, Zur Porenfrage bei Diatomeen. Ber. d. d. bot. Ges. 1900. **18**, 202—216.
—, Das Pflanzenleben der Hochsee. Kiel u. Leipzig 1893.
—, Bacillariales (Diatomeae) in ENGLER-PRANTLs nat. Pflanzenfamilien. **1**, 1b.
SELK, H., Coscinodiscus-Mikrosporen in der Elbe. Ber. d. d. bot. Ges. 1913. **30**, 669—670.
SIDDALL, J. D., Notes on the life-history of some marine Diatoms from Bournemouth. Journ. r. microsc. soc. 1912. 377—381.
SMITH, W., Synopsis of the British Desmidiaceae. London 1853—1856.
TONI, DE, Sylloge algarum. II. Bacillariaceen.
TEMPÈRE et PERAGALLO, Diatomées du monde entier. 2. éd. 1912/13. Grez sur Loing.
VOGLER, P., Bisherige Resultate variationsstatistischer Untersuchungen an Planktondiatomeen. Forschungsber. d. biol. Station in Plön 1906. **12**, 90.
VOIGT, M., Über eine Gallerthaut bei Asterionella gracillima und Tabellaria fenestrata usw. Biol. Zentralbl. 1901. **21**, 36.
WESENBERG-LUND, C., Plankton investigations of the danish lakes. Copenhagen 1908.
WEST, G. S., Algological Notes. XI. Resting-spores of Surirella spiralis Kütz. Journ. of Bot. 1912. **50**, 325.
WILLE, N., Über einige von MENYHARDT in Südafrika gesammelten Süßwasseralgen. Österr. bot Zeitschr. 1903.
WISSELINGH, C. VAN, Die Kernteilung bei Eunotia major Rabenh. Achter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. Flora 1913. **105**, 265—274.
YENDO, K. and AKATSUKA, K., A sexual mode of auxospore-formation of Arachnoidiscus Ehrenbergii Bail. The bot. mag. Tokyo 1910. **26**, 47—50.

VIII. Chlorophyceae.

Alles was unter den Algen grün oder so ähnlich aussah, ging lange Zeit, wie jedem Botaniker bekannt, unter dem Namen der Chlorophyceen. Nachdem nun aus der Formenfülle dieser großen Gruppe Heterocontae und Acontae selbständig herausgehoben sind, resultiert eine große, ziemlich einheitliche Familie, deren Glieder in zwei Punkten eine erhebliche, oft recht auffallende Ähnlichkeit besitzen, nämlich in der Färbung und im Bau der Schwärmer, soweit solche vorhanden.

Die Färbung ist rein grün, sie entspricht dem normalen Blattgrün, wie wir es an den Phanerogamen, z. B. an Gräsern, gewöhnt sind. Die Chromatophoren produzieren mit wenigen Ausnahmen Stärke und ungemein häufig führen sie auch Pyrenoide.

Die beweglichen Zellen haben die bekannte Birnform, sie tragen am spitzen Vorderende meist zwei bzw. vier ganz gleiche Geißeln, dazu führen sie im breiteren Teil ein Plattenchromatophor, das häufig nur mäßig gebogen ist, gelegentlich aber auch Becherform annimmt.

Faßt man unsere eben gegebenen Merkmale ganz scharf, so muß man aus der hier behandelten Gruppe die Ödogonien und Vaucherien ausschließen.

Die nordischen Forscher, sowie Blackman, die wir S. 23 erwähnten, tun das auch, und gleichzeitig führen sie den Namen Isocontae ein.

Zu so radikalem Vorgehen kann ich mich nicht entschließen; ich belasse die beiden obengenannten Familien ungefähr in der Stellung, die bislang üblich war, besonders deswegen, weil ich glaube, die abweichende Schwärmerform, welche andere Forscher zur Abzweigung der genannten Gruppen veranlaßte, sei eine abgeleitete, leicht zu verstehen aus mäßigen Abänderungen, welche die typischen zwei- oder viergeißeligen Schwärmer erfahren. Wir erörtern das in den Spezialkapiteln.

Auf die Gruppe, wie ich sie fasse, den Namen Isocontae auszudehnen, steht wohl nicht viel im Wege, notwendig ist das aber kaum und ich ziehe es vor, den alten Namen Chlorophyceen beizubehalten, der mir in der jetzt geläuterten Fassung recht brauchbar zu sein scheint.

Die Chlorophyceen kann man nunmehr in fünf große Gruppen zerlegen, diese sind:

a) Volvocales. Die vegetativen Zellen sind ständig beweglich oder gehen doch als solche sehr leicht in einen mobilen Zustand über. Einzelzellen oder Vereinigungen solcher zur Kugel-, Platten- usw. Form. Keine Fadenverbände. Zellen einkernig. Chromatophor mit Vorliebe becherförmig.

b) Protococcales. Vegetative Zellen unbeweglich, einzeln oder zu Kugel- und Netzverbänden kombiniert, Fadenbildung selten. Meist ein, selten mehrere Kerne in der Zelle. Becher- oder Plattenchromatophor in Einzahl bevorzugt.

c) Ulotrichales. Unverzweigte oder reich verästelte Fäden, gelegentlich auch Flächen (Scheiben). Zellen einkernig, Chromatophor meist in Einzahl, plattenförmig; häufig mit Pyrenoid.

d) Siphonocladiales. Der in der Regel reich verzweigte Thallus besteht aus großen, stets vielkernigen Zellen. Chromatophor netzig oder in zahlreiche Plättchen aufgelöst.

e) Siphonales. Thallus fädig, meist reich verzweigt, oder in spezifischer Weise ausgebildet. Querwände fehlen, daher resultiert ein nicht zellulärer Körper. Zahlreiche Kerne, zahlreiche Linsen- oder Plattenchromatophoren.

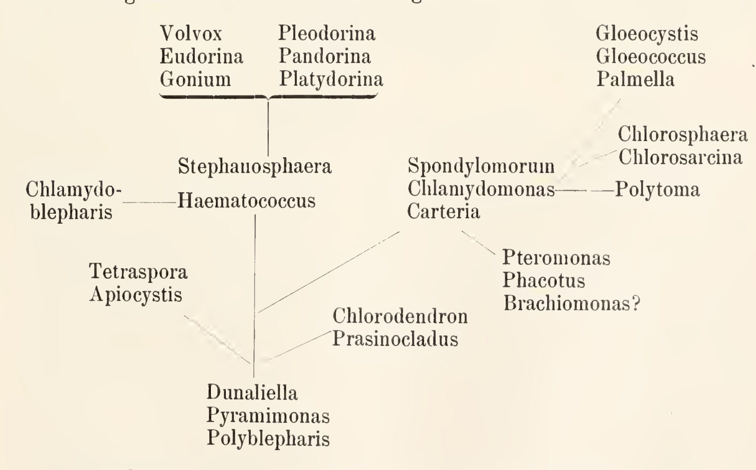
Der Leser wird sofort bemerken, daß der vorstehende Versuch zu einer Diagnose der grünen Algengruppen nur die vegetativen Merkmale berücksichtigt, die Modalitäten der Fortpflanzung aber vernachlässigt. Letztere verwendet man lieber für die Gruppierung der Familien und Gattungen in den großen eben skizzierten Abteilungen. Der Grund dafür soll später diskutiert werden, vorläufig erinnere ich nur daran, daß die niederen Glieder in den einzelnen von uns aufgestellten Reihen isogame, die höheren oogame Befruchtung haben.

Die gegebene Einteilung schließt sich an diejenige an, welche Blackman auf Grund der neueren Forschungen aufgestellt hat, ohne sich freilich genau an jene zu binden. Auch in diesem Falle habe ich von jenem Autor gewählte Ausdrücke aus Gründen der Zweckmäßigkeit beibehalten.

a) Volvocales.

Seitdem am Ende des 18. Jahrhunderts Leuwenhoek zuerst den berühmt gewordenen Volvox studierte, haben zahlreiche Zoologen und Botaniker sich unserer Gruppe angenommen, wie Bütschli das in seinem Flagellatenwerk, das überhaupt den Stand unserer Kenntnis über die Gruppe bis 1884 klar wiedergibt, hübsch und eingehend schildert. Die Folge davon ist, daß man die hierhergehörigen Formen relativ gut kennt, und daß vor allem die phylogenetischen Zusammenhänge sich mit einiger Klarheit übersehen lassen, was bekanntlich keineswegs für alle Algengruppen zutrifft.

Wir gliedern die Volvocales in folgender Weise:



Die Gruppierung von Cavers, Bessey weichen etwas ab, doch ist eine Diskussion kaum nötig.

Die Volvocales sind Planktonorganismen. In ruhigen Buchten der Flüsse, in Gräben, Landseen, Tümpeln, in Pfützen und Lachen von den kleinsten Dimensionen treten sie auf, ja, sie verschmähen auch nicht Gruben an Misthaufen, Rieselfeldabwässer, unsaubere Dorfteiche usw. Endlich kommen sie auf feuchtem Garten- und Ackerboden wie auf ähnlichem Gelände vor — auf diesem im unbeweglichen Zustande. Bekannt sind sie durch ihr oft massenhaftes Auftreten; fast explosionsartig füllen und färben sie oft größere und kleinere Wasserbehälter. Am bekanntesten ist das für Sphaerella (Haematococcus) pluvialis. Sie lebt in Pfützen, in Vertiefungen der Gesteine usw. Solange diese trocken sind, ruht die Alge natürlich, füllen sie sich nach Regen mit Wasser, so tritt eine gewaltige Vermehrung der nun beweglich gewordenen Zellen ein.

Die Farbe ist in diesem Falle, wie auch bei der Schneealge, Sphaerella nivalis, rot, in den meisten anderen Fällen grün.

Die niederen Glieder der Volvoxreihe (Pyramimonas, Chlamydomonas, Haematococcus) werden in Salz- und Brackwasser angegeben, bevorzugen aber doch Süßwasser, Dunaliella, Asteromonas u. a. leben in recht konzentrierten Salzwässern, im Gegensatz dazu sind die höheren Glieder der Volvoxreihe typische Bewohner des Süßwassers. Diese letzteren sind wohl im wesentlichen autotroph, unter den Chlamydomonaden aber finden sich nicht wenige mixotrophe Arten. Jacobsen, Artari u. a. haben diese studiert. Es gibt hier wohl alle Übergänge von rein anorganischer zu organischer Ernährungsweise und ohne eine solche gedeihen manche überhaupt nicht. Das ist der Grund, weshalb sie an unsauberen Orten leben. Da verschiedene Formen auf verschiedene Mengen organischer Substanz gestimmt sind, zeigen sie nach Artari den Verunreinigungsgrad der Gewässer an. In den Kulturen müssen danach Eiweißstoffe usw. beigegeben werden, und man kann (Artari, Jacobsen, Buder u. a.) z. B. Chlamydomonaden, Chlorogonien usw. aus dem Erdboden herauskultivieren, wenn man Proben derselben in Lösungen organischer Substanzen einträgt. Auf diesem Wege ist reichliches Material für die verschiedensten Versuche zu gewinnen.

Die Volvocales sind größtenteils Kosmopoliten.

1. Polyblepharidaceae.

Zu dieser in der Volvoxreihe den niedersten Rang einnehmenden Familie zählen wir Polyblepharis, Dunaliella, Pyramimonas, Chloraster, Asteromonas, Polytomella. Dangeard, Franzé, Dill. Teodoresco, Cavara, Hamburger, Artari, Aragao, Doflein, Griffith haben sie untersucht.

Dunaliella (Fig. 139) stellt einen birnförmigen Körper dar. Spermatopsis (Fig. 140, *5*, *6*) hat einen gestreckten, etwas schraubig gewundenen Körper — fast wie ein großes Spermatozoid; Polyblepharis ist am Vorderende verbreitert; Pyramimonas hat, wie der Name sagt, Pyramidenform, die Basis der Pyramide ist das Vorderende (Fig. 140, *1*—*3*), das vier stumpf flügelartige Fortsätze aufweist; Asteromonas hat sechs Rippen oder Fortsätze. Alle diese Zellen haben keine Zellulosewand — und das trennt sie von den echten Chlamydomonaden —, sondern nur eine mehr oder weniger derbe plasmatische Hautschicht. Diese ermöglicht Umrißänderungen — metabobische Bewegungen — in oft erheblichem Umfange. Solche hängen von der Außenwelt ab; z. B. bei Dunaliella vom Salzgehalt der umgebenden Flüssigkeit (Teodoresco, Cavara).

Am Hinterende der Zellen liegt ein Chromatophor, das im wesentlichen becherförmig ist, und am Grunde des Bechers ein Pyrenoid (Fig. 139, 140 *py*) mit Stärkehülle führt, ein solches fehlt nur dem fast plattenförmigen Chlorophyllkörper der Spermatozopsis.

Bei Dunaliella ist der Becher des Chromatophors recht flach, bei Polyblepharis ist er vertieft, mit hohen Rändern, bei Pyramimonas liegt der Boden weit hinten im spitzen Ende der Zelle, der Rand ist in vier lange Lappenpaare ausgezogen, von welchem je eines in einen der Flügelvorsprünge hineinragt. Asteromonas ist wohl ähnlich. Polytomella agilis (Aragao) hat keinerlei Farbstoffträger. Sie kann wohl als eine farblose Dunaliella angesprochen werden. Ein Augenfleck ist meistens vorhanden. Die Lage wechselt ein wenig.

Der Innenraum des Chromatophorbechers ist mit Plasma gefüllt, ungefähr dessen Mitte nimmt der Zellkern ein; er wird freilich bald mehr

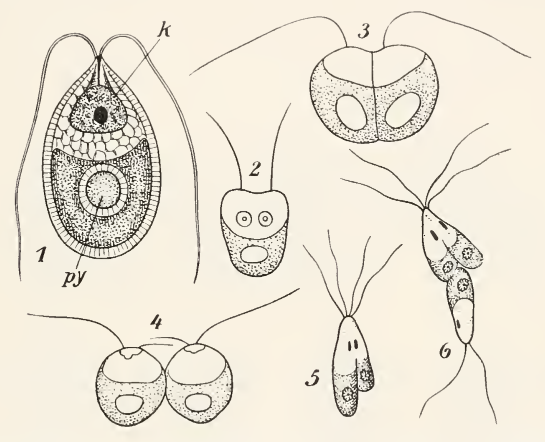


Fig. 139. *Dunaliella*. *1* n. Hamburger, *2—6* n. Teodoresco. *1* vegetative Zelle, *2—4* Teilung, *5* u. *6* Verschmelzung der Gameten. *py* Pyrenoid, *k* Kern.

nach vorn geschoben (Dunaliella, Fig. 139, *1 k*), bald tiefer in den Becher versenkt.

Dunaliella hat zwei, Pyramimonas, Spermatozopsis, Polytomella haben vier, Polyblepharis führt acht Geißeln, von Basalkörnern getragen, über die wir später mehr sagen werden. Unter der Geißelbasis hat Pyramimonas (wohl auch andere Gattungen) zwei pulsierende Vakuolen (*v*, Fig. 140), Dunaliella scheinen sie zu fehlen. Haematochrom ist in das Vorderende der Dunaliella eingelagert. Als Reservestoff tritt bei dieser Gattung Volutin auf, Spermatozopsis scheint einen ähnlichen Körper zu führen.

Die Zellen vermehren sich durch Zweiteilung und zwar findet die Zerlegung stets der Länge nach statt, dabei bleibt in der Regel die Bewegung gewahrt. Nachdem der Zellkern geteilt ist (s. unten), werden Einschnürungen am Vorder- und Hinterende sichtbar (bei Pyramimonas besonders am letzteren) und schreiten vor, bis nur noch ein enger Steg die beiden Hälften verbindet (Fig. 140, *2*, *3*, *6*). Dieser wird endlich zerrissen.

Die zerteilten Chromatophoren und deren Pyrenoide ergänzen die verlorenen Hälften, der Augenfleck wird mindestens an einer Tochterzelle neu gebildet; wo Vakuolen vorhanden sind, erhält jede junge Zelle deren eine und bildet eine zweite neu. Auch von den alten Geißeln erhält jede Zelle ein Halbteil und bildet dann unter Vermittlung des Basalkorns (s. unten) in entsprechender Zahl neue. Diese Ergänzung greift nicht selten schon sehr zeitig — vor der Durchschnürung — Platz.

Unter ungünstigen Umständen verlieren die Zellen ihre Geißeln, runden sich ab, und umgeben sich mit einer Membran, welche bei Pyramimonas etwas stachelig ist. Reservestoffe können gespeichert werden. DANGEARD sah nach kürzerer oder längerer Ruhe aus den Dauerzellen von Polyblepharis bewegliche Zellen ausschlüpfen. Bei Dunaliella erfahren die Ruhezellen nach ARTARI wohl einige Teilungen, liefern dann aber auch wieder Schwärmzellen. Spermatozopsis hat, soweit bekannt, keine Ruhestadien.

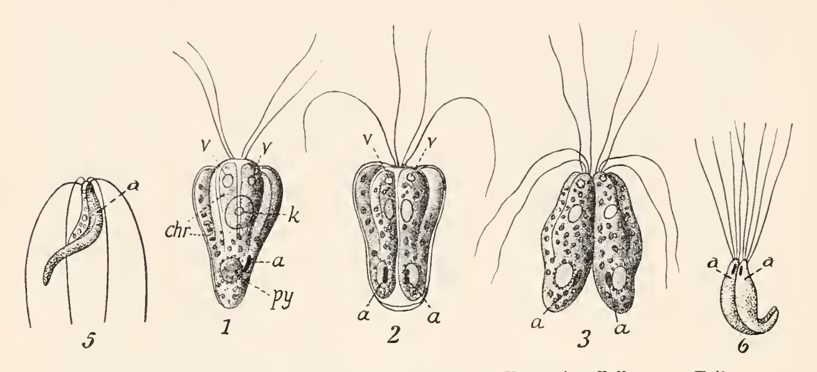


Fig. 140 n. DILL. *Pyramimonas tetrarhynchus* Schm. *1* Vegetative Zelle. *2*, *3* Teilungsstufen derselben. *k* Kern, *chr* Chromatophor, *py* Pyrenoid, *a* Augenfleck, *v* Vakuole. *5*, *6* *Spermatozopsis* n. KORSCHIKOFF.

Dunaliella zeigt nach TEODORESCO und CAVARA geschlechtliche Fortpflanzung (Fig. 139). Die vegetativen Zellen zerfallen in eine Anzahl zweiwimperiger Gameten, diese vereinigen sich zu Paaren — nicht selten auch zu dritt. Die Zygote kann ruhen, sie gibt bei der Keimung vier Schwärmer. Der erste Teilungsschritt des Kernes bedeutet die Reduktion der Chromosomenzahl, mutmaßlich bei Dunaliella, sicher nach ARAGAO bei Polytomella, denn auch für diese beschrieb der Autor die Kopulation zweier kleiner Zellen. Der Sexualakt erinnert so sehr an die Vorgänge bei den Chlamydomonaden, daß hier nicht mehr gesagt zu werden braucht.

2. Chlamydomonadaceae.

Die Chlamydomonaden unterscheiden sich von den Polyblepharideen im wesentlichen durch den Besitz einer festen Membran, welche metabolische Formveränderungen ausschließt und nur Lagenveränderungen im Innern zuläßt; letztere freilich sind häufig recht bedeutend.

Wir trennen mit Bütschli, Dangeard u. a. die Gruppe von den Volvocaceen, zählen aber die farblosen Polytomeen hinzu. Franzé trennte diese noch von den Chlamydomonaden, allein durch die neueren Beobachtungen über die Teilung gewisser Chlamydomonas-Arten scheinen mir die Differenzen beseitigt, welche Franzé seinerzeit für die Trennung maßgebend erachtete.

Was wir heute von den Chlamydomonaden wissen, gründet sich im wesentlichen auf eine besonders sorgfältige Arbeit von Cohn, ferner auf die nachfolgenden Untersuchungen von Rostafinski, Blochmann, Klebs, Franzé, Goroschankin, Dill, Dangeard, Wille, Wollenweber, Reichenow, Pascher. Besonders wichtig scheinen mir die erwähnten Arbeiten von Goroschankin und Dill zu sein, weil in ihnen zuerst neben dem Studium der Entwicklungsgeschichte auch eine saubere Trennung der Arten auf Grund des Zellenbaues vorgenommen wurde.

Es hält nicht schwer, in der Familie mindestens zwei Reihen zu unterscheiden, nämlich die Chlamydomonadeae und Sphaerelleae. Auf solche wies

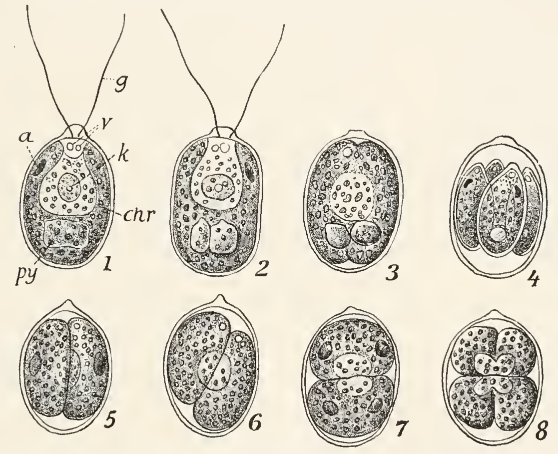


Fig. 141 n. Dill. *1—4 Chlamydomonas angulosa* Dill. *5—8 Chlamydomonas longistigma* Dill. Teilungsstufen. *g* Geißeln, *v* Vakuolen, *k* Kern, *chr* Chromatophoren, *py* Pyrenoid.

zuerst wohl Schmidle hin, die weitergehende Zergliederung, welche Pascher vorschlägt, scheint mir noch nicht möglich zu sein. Sie gründet sich fast allein auf die Zahl der Geißeln. So wesentlich dieses Merkmal ist, kann es meines Erachtens doch nicht entscheidend sein, solange nicht noch andere Eigenschaften im Bau der Zelle hinzukommen, gibt doch Spargo an, Chlamydomonas Moorei habe bald zwei, bald vier Geißeln.

Chlamydomonadeae. Die Zellen der Chlamydomonaden, welche fast stets frei leben, haben bei Chlamydomonas und Carteria eine kurz- oder langovale Form (Fig. 141). Erstere Gattung hat zwei, die letztere vier Geißeln. Chlorogonium ist spindelförmig.

Polytoma (Fig. 142) ist eine farblose Chlamydomonas, man könnte sie fast zu dieser Gattung rechnen, denn Chlamydomonas viridemaculata, deren Chromatophoren bereits ziemlich stark reduziert sind (Pascher), bildet einen

willkommenen Übergang. SCHNEIDER, FRANZÉ, KRASSILSTSCHIK und ENTZ haben sie studiert. Farblose Chlorogonien werden ebenfalls erwähnt und endlich beschrieb JAMESON in Parapolytoma eine Form, die nach ihrer Vermehrung ebenfalls hierher gehört, wenn auch die auffallende Einbuchtung am Vorderende auf die Flagellaten hinweist, die wir in früheren Abschnitten behandelten.

Die Zugehörigkeit von Collodictyon, CARTER, das BĚLAŘ zuletzt bearbeitete, zu den Chlamydomonaden scheint mir nicht ganz sicher gestellt, ist aber sehr diskutabel. Es handelt sich um birnförmige Zellen mit einer tiefen Einbuchtung am Hinterende. Der Kern liegt weit nach vorn geschoben in dichtem Plasma nahe den vier Geißeln. Das Hinterende ist amöboid beweglich, es entsendet Pseudopodien und fängt mit diesen feste Nahrung ein, die es auch verdaut.

Die übrigen farblosen Gattungen leben in faulenden Flüssigkeiten saprophytisch. Polytoma ist nach PRINGSHEIM vorzugsweise auf Essigsäure gestimmt. Nachdem wir wissen, daß auch grüne Chlamydomonaden auf organische Nahrung angewiesen sind, ist klar, daß die farblosen Formen nur „die letzten Konsequenzen gezogen" haben.

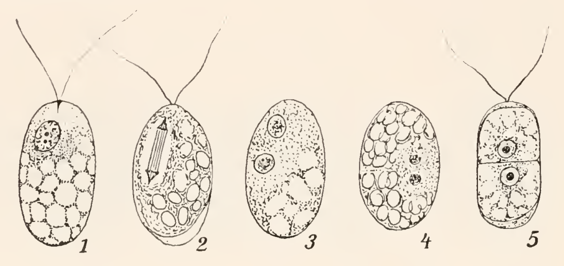


Fig. 142 n. DANGEARD. *Polytoma uvella.* Teilung einer Zelle.

Von anderen Gattungen seien erwähnt BOHLINI's Brachiomonas, mit armartigen Fortsätzen am Vorderende, DANGEARDS Lobomonas mit Warzen auf der Haut und mit auffälligen Gestaltsänderungen des Plasmas. Ferner nenne ich die tonnenförmige Agloë und die abgeflachte Scherfelia, welche beide PASCHER beschrieb. Scourfieldia (WEST, TAKEDA) mit abgeflachten Zellen und längsgeschlitztem Chromatophor, Dysmorphococcus (TAKEDA) mit harter, aber gebrechlicher Schale und einem breiten hellen Raum zwischen dieser und dem Plasmaleib, und den vermutlich ähnlichen Isococcus (FRITSCH). Beide letztgenannten Gattungen müssen vielleicht den Sphaerellen genähert werden. Unsichere Gattungen fallen aus dem Rahmen unserer Betrachtung heraus.

Dagegen versuche ich hier mit einigen anderen Forschern (s. STICKNEY) die Gattung Spondylomorum unterzubringen, die den Volvoceen, welchen sie angereiht wurde, vielleicht etwas fremd ist. Sie besitzt den Habitus einer Brombeere oder einer Morusfrucht. 16 vierwimperige Zellen sind locker derart miteinander vereinigt, daß immer vier auf gleicher Höhe stehen, gleichsam einen Wirtel bilden. An einer Art von Längsachse stehen dann vier alternierende Wirtel übereinander (Fig. 143). Man kann die Gattung wohl als eine kombinierte Carteria auffassen.

Der Zellinhalt beherbergt zunächst in den typischen, durch Chlamydomonas vertretenen Fällen ein großes Chromatophor von der Form eines

Bechers oder Kruges, dessen Boden ungemein dick ist (Fig. 141, *1*). Die Öffnung des Kruges ist dem Vorderende zugekehrt, der Boden schließt ein großes Pyrenoid *(py)* ein. Abweichungen kommen vor infolge Durchbrechung oder Zerschlitzung der Becherwandung. SCHMIDLE z. B. schildert u. a. für seine Chlam. Kleinii die Zerspaltung des Chromatophors in zahlreiche Längsstreifen (angedeutet in Fig. 144, *3*); diese alle aber hängen am Hinterende der Zelle zusammen und gestatten so mit Leichtigkeit die Zurückführung auf die Krugform. Das gilt auch für andere hier nicht erwähnte Fälle.

Die Zahl der Pyrenoide ist in manchen Fällen größer, wir finden u. a. bei Chl. longistigma deren zwei, welche einander gegenüber in der mittleren Region des Chromatophorbechers liegen. Auch Chl. grandis Stein hat zwei Pyrenoide, eins am Vorder-, eins am Hinterende der Zelle. Chl. coccifera Goroschankin hat viele Pyrenoide, ebenso Haemococcus (Fig. 144).

Durch geeignete Ernährung wird die Zahl der Pyrenoide vermehrt, auch treten Gestaltsänderungen der Chlorophyllkörper ein, welche jedoch alle leicht auf den Bechertypus zurückzuführen sind.

Gewisse Formen, welche zum Teil früher unter dem Namen Chlamydomonas gingen, haben zwar das Becherchromatophor, aber sie entbehren des Pyrenoides. Alle diese hat WILLE neuerdings ganz zweckmäßig in die Gattung Chloromonas zusammengebracht. Hierher gehört z. B. Chloromonas reticulata (GOROSCH.) WILLE (Fig. 144, *2*).

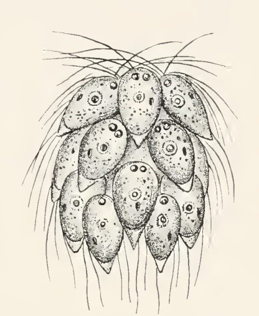


Fig. 143. *Spondylomorum* n. STEIN.

Chlorogonium (in der ihm von SCHMIDLE gegebenen Begrenzung) hat ein in der Mitte verdicktes Plattenchromatophor mit Pyrenoiden, das einer Längsseite der Zelle angelagert ist. Bei Agloë ist der Chlorophyllkörper tonnenförmig, in der Mitte besitzt er eine dicke Querwand, die das Pyrenoid führt, bei Scherfelia haben wir zwei dicke, längs verlaufende Platten ohne Pyrenoide. Ob diese letzteren Formen noch auf das Becherchromatophor zurückführbar sind, bleibt zweifelhaft.

Die grünen Chlamydomonaden produzieren reichlich Stärke um die Pyrenoide, außerdem tritt dies Kohlehydrat nicht selten ausgiebig im Stroma auf. Die Pyrenoidstärke wird bei der Teilung nach KLEBS vorzugsweise verbraucht. Bei den farblosen Gattungen sind Leukoplasten oder deren Homologa nicht nachgewiesen. Trotzdem bildet Polytoma oft große Mengen von Stärke und wenn man gelegentlich liest, daß die Stärkekörner sich „teilen“, denkt man doch an Leukoplasten, die bislang der Beobachtung entgangen sein mögen. In dieser Auffassung wird man bestärkt, wenn man bei PASCHER liest, daß Tetrablepharis (Polyblepharidee?) zwar keine Farbstoffträger, wohl aber Pyrenoide besitze.

Parapolytoma hat auch viel Reservesubstanz, aber das ist keine Stärke, vielleicht handelt es sich um Volutin, das ZIMMERMANN für Volvox, wo es neben Stärke erscheint, wahrscheinlich machte.

Der Kern sucht mit Vorliebe — ganz wie bei den Polyblepharideen — die Mitte des Hohlraums im Chromatophorbecher auf. Zwei kontraktile Vakuolen pflegen am Vorderende symmetrisch nebeneinander zu liegen, sie pulsieren, wie oft beschrieben, abwechselnd. Vereinzelt werden sie vermißt, dafür hat Agloë auch noch zwei der fraglichen Organe am Hinterende.

Das Vorderende der Zellen ist meistens von einer verschieden breiten Hautwarze gekrönt, welche auch den Geißeln ihren Platz anweist, denn diese entspringen in Zwei- oder Vierzahl aus Basalkörnern innerhalb der Warze und werden durch Kanäle herausgestreckt, welche diese schräg durchsetzen. Jede Geißel hat ihren besonderen Kanal (Fig. 144, *4*).

Die Geißeln treiben die Zellen natürlich vorwärts und in der Regel ist auch das Vorderende nach vorn gerichtet, bei Scourfieldia aber lassen WEST und TAKEDA das Hinterende vorangehen, die Geißeln werden nachgeschleppt. Auch Carteria, Chlorogonium u. a. sollen gelegentlich rückwärts schwimmen. Gewisse Reizerscheinungen können wohl alle Chlamydomonaden auf kurze Zeit zu solcher Bewegung veranlassen.

Ganz merkwürdige Bewegungen, unabhängig von Geißeln, macht PASCHERS merkwürdige Medusochloris.

Bei den meisten Gattungen und Arten ist ein Augenfleck vorhanden, welcher den Chromatophoren außen aufliegt und nur noch durch eine dünne Plasmaschicht von der Wand getrennt ist. Im Gegensatz zu manchen anderen Algen- und Flagellatenformen liegen die Stigmata der Chlamydomonaden oft von der Geißelbasis weit entfernt und werden bis gegen die Zellmitte hin verschoben (Fig. 142, 144).

Chlamydomonas tingens u. a. entbehren des Augenflecks.

Die Wandung der Chlamydomonaden schien nach älteren Angaben von COHN u. a. aus Zellulose zu bestehen. Allein die neueren Beobachter fanden eine entsprechende Reaktion an den vegetativen Zellen nicht und KUWADA sagt, die Haut bestehe aus Pektin. GOROSCHANKIN sah Blaufärbung mit Jod und Schwefelsäure an der Hülle, welche die in Kopulation befindlichen Gameten von Chlamydomonas Braunii umkleidet, ebenso an der Zygotenhaut von Chl. coccifera. Vielleicht werden die älteren Membranen mit einer Substanz (Pektin?) imprägniert, welche die reine Zellulose verdeckt. Das Wärzchen an der Spitze besteht vielleicht wieder aus anderer Substanz, es färbt sich mit Methylenblau im Gegensatz zur übrigen Membran nach DILL nicht. Die mehr oder weniger dicke Zellwand pflegt in den hier besprochenen Gattungen dem Plasma dicht aufzuliegen.

Sphaerelleae. Das ist anders bei der Gruppe der Sphaerelleae (Fig. 144). Hierher gehört Haematococcus pluvialis, die berühmte, oft sehr schnell erscheinende Regenalge (COHN, REICHENOW) und der von WOLLENWEBER studierte Haematococcus Droebakensis, der ganz ähnlich lebt, endlich auch H. Bütschlii n. BLOCHMANN. Sie alle werden gern unter dem Namen Sphaerella zusammengefaßt. Über die Zugehörigkeit der roten Schneealge (H. nivalis) bestehen Zweifel (s. WILLE). Anzuschließen ist aber vielleicht hier Chlamydoblepharis Francé, kurz gesagt ein farbloser Haematococcus.

Ganz bezeichnend für die Haematococcen ist der gewaltige Abstand des Plasmakörpeas von der Außenwand (Fig. 144, *1*, *5*). Diese letztere darf man wohl als Cuticularschicht ansprechen, auf welche nach innen die eigentliche Zellwand folgt, die hier mutmaßlich von dünn gallertartiger Konsistenz und demnach stark gequollen ist. Über die chemische Zusammensetzung herrscht keine Klarheit. Das Zellplasma entsendet dann zahlreiche Fortsätze bis an die Cuticularschicht, diese verzweigen sich mehrfach und wären nach WOLLENWEBER an der Peripherie netzig verbunden. Ich habe sie mit den verzweigten Tüpfeln verglichen. WOLLENWEBER widerspricht dem freilich.

Für Chlamydoblepharis darf man vielleicht auch eine Quellung der inneren Membranschichten annehmen. FRANZÉ gibt aber Fortsätze des

Plasmaleibes nicht an, während er Poren und Öffnungen in der äußeren, mannigfach gezeichneten Membran schildert, die bisweilen recht groß sind. Eine Nachuntersuchung wäre wohl erwünscht (s. a. Dymorphococcus, S. 206).

Die Angaben über das Chromatophor sind etwas schwankend. Nach REICHENOWS Bildern ist es bei Haematococcus pluvialis im wesentlichen ein Becherchromatophor, dessen Öffnung sehr eng ist, so daß man es mit einer vom Stiel her ausgehöhlten Birne vergleichen kann (Fig. 144, *5*). Die in Mehrzahl vorhandenen Pyrenoide ragen ziemlich weit nach innen vor, während die Hauptmasse des Chlorophylls der Wand fast anliegt. Bei Haematococcus Droebakensis u. a. fehlen in augenfälliger Weise — wenn ich WOLLENWEBER recht verstehe — die Pyrenoide im Äquator der Zelle, dort ist das Chromatophor verhältnismäßig dünn, während es gegen den Grund und gegen die Spitze eben im Zusammenhang mit der Anwesenheit der Pyrenoide dickwandiger wird. So spricht denn WOLLENWEBER von zwei Kelchen, die im Äquator miteinander verschmolzen sind. Bei Haem. Droebakensis und wohl auch bei Haem. Bütschlii senden die Chro-

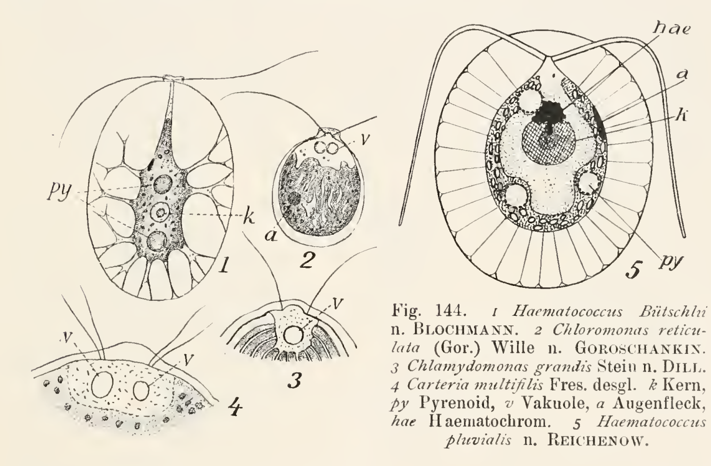


Fig. 144. *1 Haematococcus Bütschlii* n. BLOCHMANN. *2 Chloromonas reticulata* (Gor.) Wille n. GOROSCHANKIN. *3 Chlamydomonas grandis* Stein n. DILL. *4 Carteria multifilis* Fres. desgl. *k* Kern, *py* Pyrenoid, *v* Vakuole, *a* Augenfleck, *hae* Haematochrom. *5 Haematococcus pluvialis* n. REICHENOW.

matophoren Fortsätze in die mit Plasma gefüllten Tüpfelkanäle. Bei Haem. pluvialis sind diese enger, demgemäß fehlen in ihnen die grünen Fortsätze. Der Chlorophyllkörper ist zwar — wie oben dargetan — in seiner Gesamtheit einem Becher vergleichbar, aber dessen Wandungen sind nicht kompakt, sondern bestehen (WOLLENWEBER und REICHENOW) aus einem verwickelten Gerüstwerk grüner Röhren, durch welches dann Protoplasma von innen her hindurchtreten kann. Die Pyrenoide haben nach WOLLENWEBER ebenfalls einen verwickelten Bau.

Der Kern (Fig. 144, *1*, *5*), liegt wie üblich in der Mitte des Chlorophyll-Bechers, mit Vorliebe stellt er sich in den Äquator ein, dort wo das Chromatophor dünner ist. Das ihn umgebende Plasma hat Vakuolen von einiger Größe. Wo es durch das grüne Gerüst nach außen hindurchtritt, bildet es über der Oberfläche desselben natürlich einen Überzug, in diesem liegen kleinere Vakuolen in großer Zahl und diese pulsieren. Die Vakuolen, welche bei den meisten Chlamydomonaden nahe der Geißelbasis liegen, werden hier also verschoben, ja sie finden sich in den hinteren Regionen der Zelle

oft reichlicher als in den vorderen. Eine Andeutung dazu ist allerdings schon bei Agloë gegeben.

Die Geißeln treten bei Haematococcus aus besonders geformten Röhren oder sattelähnlichen Warzen aus, ich verweise auf die Fig. 144, wie auf Blochmann und Wollenweber. Augenflecke — früher oft vermißt — wurden von Wollenweber überall bei Haematococcus gefunden; sie liegen seitlich am Chromatophor, ungefähr in der Höhe des Zellkernes (*a* Fig. 144, *5*); es sind stäbchen- oder besser spitz keulenförmige Gebilde, von dem Bau, welchen Franzé auch für andere Flagellaten beschrieb, d. h. in einem feinmaschigen Netzwerk als Grundsubstanz liegen Farbkörnchen eingebettet. Linsenartige Körper, welche sonst wohl in Verbindung mit den Augenflecken erscheinen, wurden vermißt (Wollenweber).

In der Zellmitte sammelt sich bei Haematococcus Haematochrom, das an seiner schwarzblauen Färbung bei Jod- oder Säure-Zusatz leicht erkannt und, wie schon Cohn zeigte, mit dem gleichnamigen Körper der Chroolepideen identifiziert werden kann (s. a. Zopf). Besonders in den stark besonnten Ruhezellen tritt es reichlich auf, so daß diese in größeren Massen wie ein rotes Pulver erscheinen. Reichenow fand, daß bei Mangel von Kalisalpeter oder von Dikaliumphosphat das Haematochrom stark gespeichert wird. Man könnte annehmen, daß in diesem Fall eine Wachstumshemmung einsetzt, welche die Speicherung bedingt und käme dann zu einer Auffassung der Haematochrombildung, wie sie Senn für die Trentepohlien vertreten hat (s. d.). Gespeichert wird n. Reichenow auch Volutin, dieses nimmt vor der Teilung der Zellen ab.

Die von Cohn entdeckte Stephanosphaera (Fig. 145) kann als ein kombinierter Haematococcus aufgefaßt werden. Sie stellt (s. a. Hieronymus) eine kugelige Gallertmasse dar, welche nach außen durch eine etwas derbere Membran umgrenzt wird. Am Äquator der häufig etwas abgeflachten Kugel liegen acht grüne Zellen in peripherer Stellung; sie entsenden oben und unten, d. h. gegen die beiden Pole der Kugel, und auch seitwärts ziemlich zahlreiche Fortsätze (Fig. 145, *1*); diese fassen wir, wie bei Sphaerella, als die Ausfüllung verzweigter Tüpfelkanäle auf, welche die Gallerte bis zur festen Außenmembran durchsetzen. Von jeder Zelle gehen vorn seitwärts (Fig. 145, *1*, *c*) zwei Geißeln aus, welche die Gallerthülle mit Hilfe von zwei Poren durchsetzen. Nicht weit davon liegt ein Augenfleck. Die Ähnlichkeit mit Haematococcus wird erhöht durch den völlig ähnlichen Bau der Chromatophoren, die Lage der Pyrenoide, ja sogar der Vakuolen (Wollenweber), außerdem durch den Umstand, daß sich gelegentlich einzelne Zellen aus dem Verbande lösen, welche dann von Haematococcus kaum zu unterscheiden sind (Fig. 145, *2*).

Vermehrung. Die soeben beschriebenen Zellen der Chlamydomonaden und Sphaerellen betrachten wir mit zahlreichen Forschern als die normalen vegetativen Zellen dieser Pflanzengruppe, die demnach vollkommen gleichwertig sind mit denjenigen einer Diatomee, Desmidiacee oder auch einer Fadenzelle von Spirogyra, Ulothrix usw. Der Umstand, daß sie beweglich sind, tut nichts zur Sache, und deswegen vermag ich Dangeard, Wille u. a. auch gar nicht beizustimmen, wenn sie diese Normalzelle als Zoospore bezeichnen. Die Sache liegt vielmehr für mich so: die in Rede stehenden Zellen bilden erst die Zoosporen in Mehrzahl (2—8).

Der fragliche Prozeß erfolgt durch Teilung des Zellinhaltes, und zwar ist bei allen Carteria- und Chloromonas-, bei gewissen Chlamydomonas-Arten (gigantea, angulosa usw.) eine Längsteilung wahrzunehmen. Dieser

geht (Dangeard) normale Kernteilung voraus, das Pyrenoid verdoppelt sich (Fig. 141, *2*) und die Geißeln werden abgeworfen. Jetzt macht sich (Fig. 141, *3*) am Vorder- und Hinterende eine Einschnürung bemerkbar, die, immer weiter vorschreitend, eine Trennung des ganzen Plasmainhaltes in zwei Portionen herbeiführt und dabei natürlich auch das Chromatophor längs zerlegt. Diese Längsteilung pflegt sich noch einmal zu wiederholen, so daß für die hier nach Dill abgebildete und beschriebene Art vier Tochterzellen resultieren. Anfangs gegeneinander gepreßt, runden sie sich später ab (Fig. 141, *4*), ergänzen ihr Chromatophor und erhalten zuletzt Augenfleck und Geißeln, um dann die Wandung der Mutterzelle zu verlassen. Mag auch die Zahl der erzeugten Tochterzellen meistens vier betragen, so schwankt sie doch hier wie bei den meisten anderen Arten je

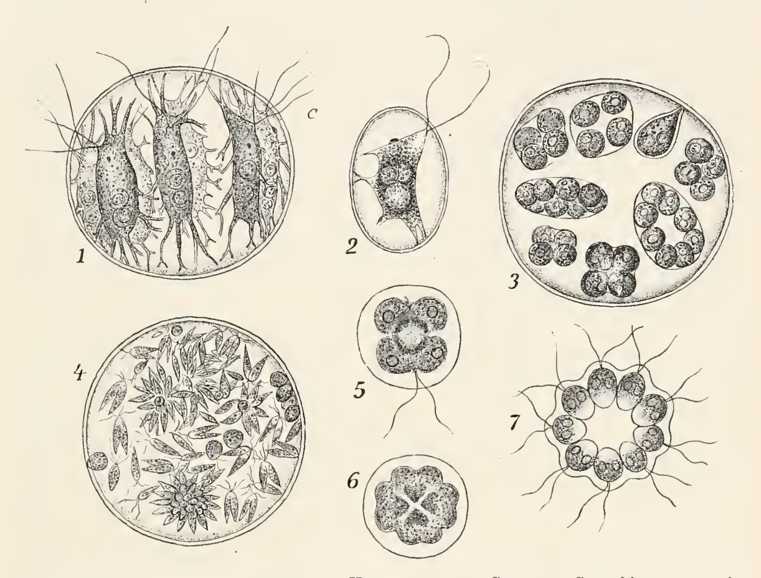


Fig. 145. *Stephanosphaera pluvialis* n. Hieronymus u. Cohn. *1* Coenobium von acht Zellen. *2* Einzelzelle. *3* Bildung neuer Coenobien. *4* Gametenbildung. *5—7* Zygotenkeimung. *c* Geißeln.

nach den Ernährungsverhältnissen zwischen zwei und acht, letztere Zahl dürfte nur ausnahmsweise überschritten werden.

Besonders interessant bezüglich ihres Verhaltens bei der Teilung ist Chlamydomonas Braunii Goroschankin und longistigma Dill. Hier wird auch zunächst eine Längsteilung begonnen (Fig. 141, *5*), aber noch ehe die Plasmamasse in zwei Zellen zerfallen ist, dreht sie sich mit allen Einschlüssen in zirka 30 bis 40 Minuten um 90° (Fig. 141, *6*, *7*). Die Einschnürung steht nunmehr quer, und in dieser Lage erst wird die Teilung vollendet. Es folgt dann ein weiterer Teilungsschritt senkrecht zur ersten Richtung (Fig. 141, *8*).

Scheinbar im scharfen Gegensatz zu diesem Entwicklungsmodus präsentieren sich die Teilungsvorgänge bei Chlamydomonas Reinhardi, grandis

media u. a., bei Haematococcus, Chlorogonium, Polytoma usw. Bei ihnen allen steht die erste Teilungsebene senkrecht zur Längsachse. Bütschli betonte aber (zunächst für Polytoma), daß die Querteilung nur eine scheinbare sei, es handle sich um eine modifizierte Längsteilung unter „Verrutschung“ des Zellinhaltes. Dangeards Untersuchungen bestätigen das.

Bei Polytoma liegt der Kern in den Zellen normalerweise ziemlich genau in der Mitte. Beginnt die Teilung, so wandert er, umgeben von dichterem Plasma, gegen die Spitze (Fig. 142, *1*); hier teilt er sich derart, daß die Spindel schräg einseitig zu liegen kommt (Fig. 142, *2*). Die Tochterkerne haben anfangs die entsprechende Lage (Fig. 142, *3*), später aber wandern sie mit zugehörigem Plasma mehr in die Zellmitte; zugleich verschieben sich die übrigen Bestandteile und ein Blick auf Fig. 142, *4* zeigt, daß eben die ganze Plasmamasse gedreht ist. Nun erst tritt die „Querwand“ auf, die tatsächlich, auf den Plasmaleib bezogen, eine Längswand ist. Provazek bestätigt im wesentlichen Dangeards Angaben, er findet noch dazu, daß die junge Querwandanlage bisweilen anfänglich schräg steht, um erst später vollends „quer“ zu liegen. Reichenows Beobachtungen harmonieren damit bezüglich des Haematococcus derart, daß eine Erörterung unnötig ist. Nur muß erwähnt werden, daß die Plasmafortsätze, welche in die Haut hineinragen, eingezogen werden, sonst wäre die Drehung kaum möglich.

Reichenow glaubt, daß die Zellenform darüber entscheidet, ob Längs- oder Querteilungen, d. h. Drehungen oder Nicht-Drehungen des Plasmaleibes stattfinden. Nach ihm teilen sich rundliche Zellen längs, langgestreckte quer, Mittelstufen zwischen beiden lassen die Verschiebungen deutlich hervortreten. Das läßt sich hören.

Wo die Dinge noch nicht klargelegt sind, lassen Einzelbeobachtungen auf die Richtigkeit obiger Darstellungen schließen, z. B. die Wahrnehmung von Klebs, daß bei Chlam. media die pulsierenden Vakuolen vor der Teilung eine seitliche Lage annehmen.

Überall, auch nach den Drehungen des Plasmaleibes, wird offenbar das Becherchromatophor, oder wie es sonst heißen möge, der Länge nach gespalten, die Teilstücke haben die Möglichkeit, sich symmetrisch zu ergänzen, eine Querteilung der Becher wäre kaum verständlich.

Bei Chlorogonium ist in der Entwicklung der einzelnen Zelle nichts beobachtet, was auf eine Verschiebung im obigen Sinne hindeuten könnte. Hier ist eben das Chromatophor schon von Anfang an seitlich gestellt, der Kern liegt entsprechend und so erscheint die Querteilung naturgemäß vorbereitet. Man wird danach Chlorogonium als eine abgeleitete Form ansehen dürfen, bei welcher die Querteilung erblich geworden ist. Mir scheinen das auch die eingehenden Untersuchungen von Hartmann zu bestätigen.

Nachdem die scheinbare Querteilung vollzogen, schieben sich meistens die beiden Schwesterzellen nebeneinander her und stellen sich nun mit ihrer eigenen Längsachse in die der Mutterzelle. In dieser Lage können sie neue Teilungen erfahren, die natürlich wieder Längsteilungen sind. Nicht immer freilich erfolgt obige Verschiebung, bei Haematococcus z. B. wird das erste Zellenpaar in eine gekreuzte Stellung gebracht und dann weiter geteilt.

Mit dem Vorstehenden ist gesagt, daß die Pole der Tochterzellen im allgemeinen denen der Eltern gleich gerichtet sind, sofern man nicht die Zellwand, sondern den Plasmaleib im Auge hat. Doch ist diese Regel nicht ohne Ausnahme, wie das z. B. Blochmann für Haematococcus Bütschlii schildert.

Die Teilung der Chlamydomonaden vollzieht sich vielfach in der Ruhe, nach Abstoßen der Geißeln. Bei Haematococcus, aber sowie bei Polytoma, Parapolytoma und Chlamydoblepharis funktionieren nach Cohn, Blochmann u. a. die Cilien bis zu dem Moment, in welchem die „Sprößlinge“ die Membran der Mutterzelle verlassen. Sie stehen demnach schon lange, bevor ihre Bewegung aufhört, nicht mehr im Kontakt mit dem Zelleib, welcher die Töchter bildet. Das Fortdauern der Bewegung glaubt Francé aus dem Umstande erklären zu können, daß noch ein Plasmarest (mit dem Blepharoplasten) an der Basis der Cilien übrig bleibt. Vielleicht wird aber auch, in Übereinstimmung mit anderen Algen, außerdem eine plasmatische Hautschicht der Mutterzelle bei der Bildung der Schwärmer ausgeschaltet.

Aus solchen Befunden aber ergibt sich von selber, daß die Geißeln der jungen Zellen, die sich ziemlich spät entwickeln, von denjenigen der alten völlig unabhängig entstehen, im Gegensatz zu den Polyblepharideen, welche nur eine Ergänzung der Cilien vornehmen. Sicher werden die Augenflecke (Wollenweber, Reichenow), wahrscheinlich die Vakuolen, neu gebildet.

Die Zoosporen, welche durch Zerreißen der Mutterwand frei zu werden pflegen, haben bereits im wesentlichen den Bau der Mutterzelle, alle Einschlüsse des Plasmas sind bereits in normaler Gestalt gegeben; sie brauchen also nur noch ein Stück zu wachsen, um zu vegetativen Schwärmzellen zu werden.

Die Vermehrung von Spondylomorum erfolgt nach den Abbildungen Steins und der zugehörigen Figurenerklärung wie nach den Beobachtungen von Stickney dadurch, daß jede einzelne Zelle durch sukzessive Teilungen, von denen die erste eine Längsrichtung hat, in 16 neue zerlegt wird, welche zusammenhängend als neue Kolonie ausschlüpfen.

Nach den Angaben von Hieronymus beginnt die Vermehrung der Stephanosphaeren damit, daß die Zellen ihre pseudopodienähnlichen Fortsätze einziehen (Fig. 145, *3*), um sich dann durch eine Querwand, welcher je zwei Längswände folgen, in acht Zellen zu zerlegen. Die acht zunächst kugelförmigen Zellen ordnen sich zu einem Kranz (Fig. 145, *3*) und bilden dann unter Längsstreckung neue Fortsätze. Die Töchter werden natürlich durch Zerreißung der Muttermembran frei. Vielleicht kann man hier auch Stephanoon anreihen (Schewiakoff).

Unter besonderen Bedingungen — Nährstoffmangel, Kultur in spezifischen Nährlösungen, Kultur auf festem und halbfestem Substrat usw. —, aber gelegentlich auch ohne einen nachweisbaren Grund gehen Chlamydomonas-Arten in einen Palmella-ähnlichen Zustand über. Die Zellen teilen sich dann nach den für die Spezies vorgeschriebenen Regeln, werden aber nicht beweglich, sondern die äußersten Membranschichten verquellen. Durch wiederholte Teilungen einerseits, durch Persistieren der Gallerthüllen andererseits kommen dann ineinandergeschachtelte Zellhüllen usw. zustande, wie das bei Goroschankins Chl. Braunii besonders deutlich ist (Fig. 146, *4—6*). Solche „Gloeocystisformen“ beschrieb schon Cienkowski, sie tauchen auch später in der Literatur, zum Teil freilich am falschen Platz, wieder auf. Richtig ist aber zweifellos, daß Dills Chlamydomonas gloeocystiformis und Artaris Chl. apiocystiformis hierher gehören. Indem letztere Form sich mit einem Gallertstiel festsetzt und sich dann teilt, erinnert sie tatsächlich lebhaft an Apiocystis und deutet einen Übergang zu den später zu besprechenden Tetrasporeen an, der in noch höherem Maße durch Chl. Kleinii Schmidle vermittelt wird; diese bringt im Freien den größten Teil ihres Lebens im unbeweglichen Zustande zu. Schmidle fand sie als walnußgroße

„Palmellen“ in Brunnen des Schwarzwaldes. Die Einzelzellen, welche meistens keine Cilien mehr besitzen, hängen nur lose durch eine „dünnflüssige“ Gallerte zusammen, sie lösen sich eventuell schon durch starke Wasserbewegung voneinander.

Die Gallertmassen umhüllen in gewissen Fällen auch die Geißeln. Letztere sind dann noch beweglich und erinnern so entfernt an Chromulina mucicola.

Einen Übergang in etwas anderer Richtung liefert vielleicht auch CHODATS Chlamydomonas intermedia — Richtigkeit der Beobachtungen vorausgesetzt. Nach genanntem Autor bildet diese Spezies durch eine Teilung, ähnlich der bei Pleurococcus, zeitweilig Scheibchen von zirka 16 Zellen.

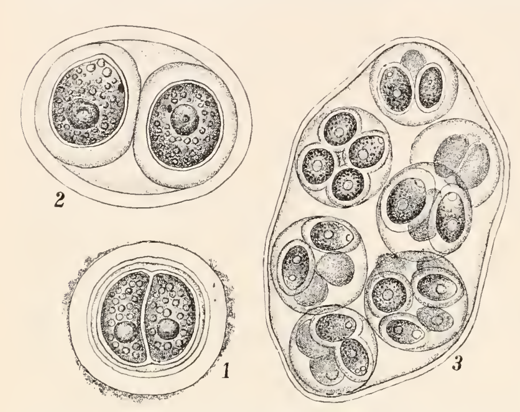


Fig. 146. *Chlamydomonas Braunii* Gor. n. GOROSCHANKIN. Palmelloide Stadien.

Aus den Hüllmassen können jeweils die ganzen Zellen ausschlüpfen und unter Bildung von Geißeln beweglich werden. Die Beweglichkeit wird erworben durch Überführung der Algen von festen Substraten in Flüssigkeit oder durch Übertragung von einer Lösung in eine andere. Dabei spielt die Benetzung als solche eine Rolle, außerdem wirken die gelösten Stoffe, und zwar handelt es sich einerseits um die osmotischen Leistungen, andererseits um rein chemische Wirkungen (FRANK).

Dauerzellen. Erinnern alle diese Vorkommnisse an die Tetrasporeen usw., so klingt die Bildung von Dauerzellen bei Chl. gigantea Dill an die Flagellaten an. Der Plasmaleib der beweglichen vegetativen Zellen kann seine Membran unter metabolischen Bewegungen verlassen, sich abrunden und nach Ausscheidung einer derben Haut perennieren. Ähnliches beobachtete GAY bei einer Chl. tingens, die vielleicht mit Chl. Reinhardii Dang. identisch ist.

Für die mutmaßlich echte Chl. tingens berichtet FRANK, daß die Zellen unbeweglich werden, die Membran quillt und erhält Schichtungen (Fig. 147, *3*), der Inhalt zieht sich nach der Mitte oder nach einem Ende der Zelle zusammen und wird dunkler, gelegentlich auch rötlich. Ich vermute, daß solche Stufen bei den meisten Chlamydomonaden möglich sind, aber nur selten zur Beobachtung kommen; ungemein häufig sind sie dagegen bei Haematococcus. Dieser Flagellat lebt ja an Orten, die leicht austrocknen. Sobald die Wassermassen sich vermindern, oder wenn Nährstoffmangel eintritt (s. REICHENOW), ballt sich der Zellinhalt an einem Ende der Zelle — bei der einen Art vorn, bei der anderen hinten — zur Kugel zusammen und häuft große Mengen Haematochrom, während die alte Zellwand abgestreift wird. Diese Zellen bilden dann das rote Pulver des Haematococcus, das in Felslöchern ebenso erscheint wie in den Herbarien.

Man wird diese Gebilde Akineten nennen müssen, sie erinnern an die „Palmellen“ bei Ulothrix und Stigeoclonium und stellen Umwandlungen der vegetativen Zellen dar. Die starke Kontraktion bei der Entstehung braucht nicht irre zu machen.

Die Akineten des Haematococcus können sehr lange ruhen und alle Unbilden der Außenwelt überstehen, werden sie wieder befeuchtet oder erhalten sie Nährstoffzufuhr, so entstehen aus ihnen durch sukzedane Teilung in 10—15 Stunden meist vier, selten mehr Zoosporen, die nun zu normalen Haematococcus-Zellen heranwachsen und sich dann in der oben geschilderten Weise — oft ganz massenhaft — vermehren können bis wieder ungünstige

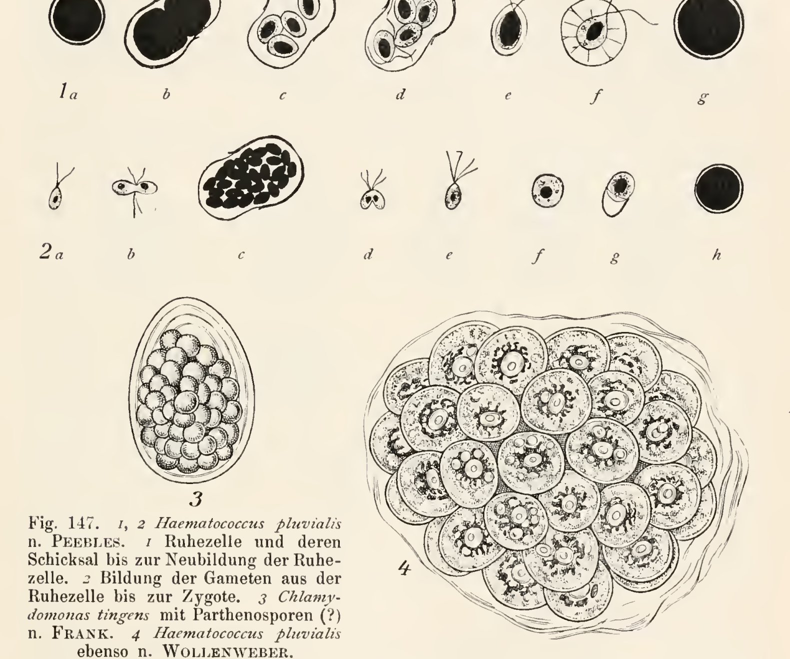


Fig. 147. *1, 2 Haematococcus pluvialis* n. Peebles. *1* Ruhezelle und deren Schicksal bis zur Neubildung der Ruhezelle. *2* Bildung der Gameten aus der Ruhezelle bis zur Zygote. *3 Chlamydomonas tingens* mit Parthenosporen (?) n. Frank. *4 Haematococcus pluvialis* ebenso n. Wollenweber.

Verhältnisse zur Akinetenbildung nötigen. Peebles, welche die Dinge wohl am klarsten darlegte, weist darauf hin, daß Zoosporen besonders dann gebildet werden, wenn die Akineten lange geruht haben. Fig. 147, *1* stellt die möglichen Entwicklungen dar von der Keimung der Ruhezellen bis zur Bildung normaler Schwärmzellen (*1, f*), die dann wieder in den Ruhezustand überzugehen vermögen.

Gameten. Die Sexualzellen der Chlamydomonaden, die hier wie überall den Namen Gameten führen, sind bisweilen von den Zoosporen kaum unterscheidbar, häufig aber sind sie auch erheblich kleiner, und dann pflegt das Becherchromatophor in ein mehr plattenförmiges Gebilde überzugehen, das mit mäßiger Krümmung einseitig im Hinterende liegt. Damit wird

dann die Form von Sexualzellen erlangt, die uns noch bei den verschiedensten Chlorophyceen wieder begegnen wird (Ulothrix, Bryopsis usw.).

Solche Gameten entstehen im wesentlichen wie die vorbeschriebenen Zoosporen, vor allem sind die ersten Teilungen durchaus dieselben wie bei der Entwicklung der ungeschlechtlichen Schwärmer. Wo zahlreiche Gameten gebildet werden — und es entstehen deren bis zu 64 — fallen die letzten Teilungen wohl etwas unregelmäßiger aus. Bei den Teilungen können die Mutterzellen die Beweglichkeit und damit die Geißeln zunächst beibehalten, das ist die Regel bei gewissen Chlamydomonas-Arten, wie auch bei Haematococcus Bütschlii und H. Droebakensis. Bei anderen Arten der erstgenannten Gattung verlieren die Gameten-Mutterzellen zeitig die Bewegung und bei Haematococcus lacustris sind es nur die Ruhezellen, welche Gameten hervorbringen. So lauten PEEBLES präzise Angaben gegenüber anderen Forschern. Ganz besonders zur Gametenbildung befähigt sind nach der gleichen Verfasserin Akineten, welche unter ungünstigen Bedingungen verhältnismäßig kurze Zeit ruhten. Im übrigen können auch palmelloide Stufen verschiedener Arten Geschlechtszellen liefern.

Die Gameten erfordern nach KLEBS bei gewissen Chlamydomonaden zu ihrer Bildung Licht, neben Hemmung der vegetativen Vermehrung, die u. a. durch Übertragung der Zellen aus Nährlösungen in reines Wasser herbeigeführt werden kann.

Gewisse Chlamydomonas-Arten (Reinhardi, grandis u. a.), Haematococcus, Polytoma und Stephanosphaera pflegen nackte Gameten zu bilden und diese kopulieren dann in der vorschriftsmäßigen Weise, wie in jedem Lehrbuch steht (vgl. Kap. Fortpflanzung). Sie legen sich mit den Vorderenden aneinander und vereinigen sich entweder Seite an Seite oder mit den Mundenden.

Stephanosphaera entwickelt nach HIERONYMUS aus jeder der acht Zellen zahlreiche Gameten, gelegentlich können auch die isolierten Zellen zur Bildung von Sexualzellen schreiten. Es treten dabei zeitweilig Ringbildungen auf wie bei den Zoosporen, endlich aber werden alle diese Gruppierungen nach Sprengung der Hülle der Einzelzellen gelöst, und die Gameten bewegen sich als spindelförmige Körper lebhaft im Hohlraum der Kugel (Fig. 145, *4*). Schließlich treten sie aus der geplatzten Gesamthülle heraus, um miteinander paarweise zu kopulieren, indem sie sich „längsseit" legen. Schon in dem Hohlraum der Kugel können die Vereinigungen beginnen (Fig. 145, *4*), doch konstatierte HIERONYMUS, daß nur solche Gameten sich vereinigen, welche verschiedenen Einzelzellen entstammen. Das Verschmelzungsprodukt wird zur Hypnozygote.

Die Gameten der Carterien, Chloromonaden und gewisser Chlamydomonas-Arten (gigantea, longistigma, media u. a.) sind im Gegensatz zu den vorerwähnten mit einer mehr oder weniger festen Membran umgeben und DILL meinte, die Formen, welche sich (scheinbar) quer teilen, hätten nackte Gameten, diejenigen, welche Längsteilungen erfahren, behäutete.

Die feste Haut muß zum mindesten teilweise beseitigt werden, wenn der Geschlechtsakt Platz greifen soll. Bei Chlam. media Klebs (Fig. 148) zieht sich der Plasmainhalt am Hinterende von der Gametenmembran zurück (Fig. 148, *E*), dann wird die Wand am Vorderende aufgelöst und die Gameten schlüpfen nackt, aber noch mit Cilien begabt, heraus, um sich zu vereinigen (Fig. 148, *F*). Durch allerlei kleine Übergänge mit diesem verbunden ist ein anderer Fall (Fig. 149), in welchem sich die noch behäuteten und beweglichen Gameten mit dem Vorderende aneinander legen. Sie lösen dann an der Verbindungsstelle die Membran auf und der Inhalt der einen

Zelle schlüpft in die andere hinüber (Fig. 149, *2*, *3*). Unter Vereinigung der Kerne kontrahiert sich die ganze Zygote und umgibt sich mit einer neuen Membran, welche von der alten völlig unabhängig ist. Noch weiter fortgeschritten ist der Sexualakt bei GOROSCHANKINS Chlam. coccifera. Männliche und weibliche Zellen sind schon hier in der Größe recht verschieden. Der weibliche Gamet (das Ei) entsteht aus einer vegetativen Zelle dadurch, daß diese die Geißeln abwirft, sich erheblich vergrößert und abrundet; die männlichen Organe bilden sich durch wiederholte Teilung einer vegetativen Zelle (Fig. 149, *4*); sie sind (Fig. 149, *5*) recht klein, aber mit einer Haut versehen. Nach einiger Bewegung setzen sie sich mit dem Vorderende an dem Teil des Eies fest, an welchem die Geißeln saßen; die trennenden Wände werden aufgelöst und der Kern mit dem Plasma tritt über (Fig. 149, *6*).

Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir in der Gruppe der Chlamydomonadaceae einen Aufstieg von der Isogamie zur Oogamie zu verzeichnen

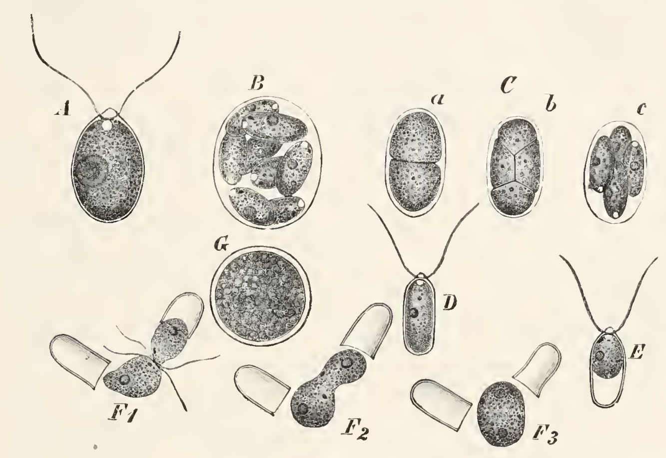


Fig. 148. *Chlamydomonas media* n. KLEBS. *A* vegetative Zelle. *B* Bildung von acht Zellen. *C* Bildung von vier Zellen. *D* Gamet. *E* Plasmakörper desselben kontrahiert. *F* verschiedene Kopulationsstadien. *G* Hypnozygote.

haben. In den Endgliedern der Reihe erinnert manches an Aphanochaete oder an Cutleria; manche andere Formen haben eine gewisse Ähnlichkeit mit den Conjugaten. Das alles ist einer der Gründe, welche manche Gelehrten vermuten ließen (GOROSCHANKIN, PASCHER u. a.), daß wir bislang keine richtige Einteilung der Gattungen und Arten vorgenommen haben. Die Sache läßt sich hören, ist aber kaum spruchreif, um so weniger, als CHODAT neuerdings angibt, seine Chlamydomonas intermedia zeige nicht bloß die Vereinigung gleichgestalteter, nicht bloß eine solche sehr verschieden großer Gameten, sondern auch eine Vereinigung unbeweglicher Zellen im palmelloiden Zustand. Seine Angaben sind einstweilen zu kurz, als daß man sich ein Urteil über sie bilden könnte, immerhin hat PASCHER bei Chaetophoreen die Verschmelzung von Zellen im amoeboiden Zustand wahrgenommen, die sonst als normale schwärmende Gameten aufzutreten pflegen.

Unklar bleibt, wie diese Dinge sich gestalten, wenn mehr als zwei Gameten eine Vereinigung eingehen. CHODAT beobachtete das ebenfalls am Chlam. intermedia. Die Sache ist freilich kaum so neu, wie er anzunehmen scheint. Wir berichten darüber im 3. Band, ebenso wie über die von PASCHER beschriebenen Kreuzungen und verweisen vorläufig auf Fig. 149.

Die Zygotenmembranen sind mehrschichtig und naturgemäß chemisch nicht gleichwertig. Die inneren Schichten zeigten (GOROSCHANKIN, BLOCHMANN) Zellulosereaktion. Der Inhalt speichert Reservestoffe und produziert vielfach große Mengen von Haematochrom. Vielleicht auf Grund des Vorrates an diesem können die Hypnozygoten unserer Algen mindestens einige Jahre Trockenheit überstehen. Wie die Akineten bilden sie — zumal bei Haematococcus — ein rotes Pulver, aus welchem bei Benetzung ebenfalls bewegliche Zellen hervorgehen können (Fig. 147, *2*).



Fig. 149. *1—3 Chlamydomonas Braunii* n. GOROSCHANKIN. *4—6 Chlamydomonas coccifera* n. GOROSCHANKIN. Gameten und deren Verschmelzung. *7 Chlamydomonas I.* Verschmelzung der Gameten. *8 Chlamydomonas II.* Verschmelzung der Gameten. *9* Bastardierung der Gameten von *Chlam. I* u. *II.* *10* Zygote von *Chlam. I.* *11* Dieselbe von *Chlam. II.* *12* Heterozygote von *I* u. *II.* (*7—12* n. PASCHER.)

Der Keimungsvorgang ist einfach. Die roten Zygoten ergrünen, der Inhalt teilt sich wie derjenige vegetativer Zellen und schließlich schlüpfen bewegliche Zellen aus der gesprengten Membran aus. Meist sind es deren vier, doch kommen auch andere Zahlen vor.

Die Hypnozygoten von Stephanosphaera teilen sich bei der Keimung in zwei bis acht Teile, die Membran verquillt nach Cohn und die Portionen werden als nackte, zweiwimperige Schwärmer frei. Sie erhalten bald, nach Umhüllung mit Membran, genau das Aussehen einer Sphaerellazelle, wie Cohn sich ausdrückt; das heißt wohl nichts anderes, als daß sie in ihrem Aussehen mit den aus Kugeln isolierten Stephanosphaerazellen übereinstimmen, über welche Hieronymus, wie oben erwähnt, berichtete (Fig. 145, *2*).

Nach kurzer Bewegung geht aus diesen Zellen durch Teilungen (Fig. 145, *5*, *6*), von welchen die erste eine Querteilung sein soll, eine achtzellige Platte hervor, die der Längsachse der Mutterzelle parallel liegt. Die acht Zellen lösen sich in der Mitte voneinander (Fig. 145, *7*) und stellen nach einer gewissen Abrundung einen Zellenkranz dar, welcher schon unschwer als junge Stephanosphaera zu erkennen ist. Hier ist also vorübergehend ein Tafelstadium vorhanden, ähnlich wie bei den Volvocaceae. Freilich muß wohl noch geprüft werden, ob die Übereinstimmung eine erhebliche sei.

Parthenogenesis erzielte Klebs, indem er u. a. die Gameten von Chl. media in Nährlösung versetzte. Der Plasmakörper der einzelnen Gameten umgab sich dann mit einer neuen Membran innerhalb der alten und ging darauf sehr bald Teilung ein, die zu vegetativen Zellen zurückführte.

Während Dangeard die Gameten von Polytoma normal kopulieren sah, spricht Franzé von fakultativer Kopulation, auch andere Beobachter deuten Parthenogenesis an, doch ist wohl erneute Prüfung nötig. Ebenso bei anderen Gattungen. Ich habe den Eindruck, daß Parthenogenesis in unserer Familie ziemlich verbreitet sei, erwähne hier aber nur noch Haematococcus. Peebles erhielt fast immer eine glatte Verschmelzung der Gameten, andere Beobachter sahen eine solche fast nie, obwohl sie zweifellos Gameten, die sie dann Mikrozoosporen, Mikrogonidien usw. nannten, vor sich hatten. Letztere gingen nicht selten zugrunde, doch wurde auch (Wollenweber, Fig. 147, *4*) beschrieben, wie sich die ausgetretenen „Mikrozoosporen“ mit Haut umgeben, dann (etwa bis zur Größe der Zygoten) heranwachsen und sich mit Reservesubstanz füllen. Sie liefern nach der Ruhe Zoosporen und aus diesen vegetative Zellen. Ich glaube, man darf diese Körper als Parthenosporen ansprechen, und wenn das richtig ist, kann man annehmen, daß die kleinen unbeweglichen Zellen (Fig. 147, *3*), welche in den Akineten oft in großer Zahl gebildet werden, ebenfalls Parthenosporen seien. Ich schließe das u. a. aus Wollenwebers Befunden, wonach dieselben durch Teilung der Akinetenzelle entstehen, fast wie die Mikrozoosporen, (= Gameten), dann herauswachsen, sich mit Reservestoffen füllen und endlich Zoosporen liefern. Sie wurden von Peebles im Freien nicht sehr häufig, in Kulturen sehr reichlich wahrgenommen, ihre Entstehung wäre also durch die Außenwelt induziert.

Bezüglich des Haematococcus sind noch mancherlei weitere Angaben vorhanden; sie mögen in den Schriften nachgelesen werden. Wollenweber — das sei noch erwähnt — läßt auch aus den Zygoten Gebilde hervorgehen, die den eben beschriebenen Parthenosporen ähnlich sind. Was diese Dinge zu bedeuten haben, muß geprüft werden. Nicht ganz zweckmäßig ist es aber, wenn man das alles als palmelloide Stadien bezeichnet. Dieser Ausdruck sollte für die unbeweglichen vegetativen Zellen aufbehalten werden.

3. Phacotaceae.

Diese Gruppe gleicht im innern Aufbau der Zellen und in den eigentlichen Teilungsvorgängen ganz den Chlamydomonaden, unterscheidet sich aber durch die Zellwand, welche derb ist und aus zwei Hälften besteht. Das tritt am deutlichsten bei Phacotus Perty hervor. Die zweiwimperigen Zellen sind flach gedrückt, linsenförmig. Über die scharfe Kante der Linse (Fig. 150, *1*) verläuft eine Naht, in welcher die Ränder der uhrglasförmigen Wandhälften (Schalen) aufeinander stoßen. Die Ränder der Schalen sind etwas wulstförmig verbreitert. Die Wulste liegen aufeinander und bedingen den Zusammenhang. Ein Übereinandergreifen wie bei den Diatomeen oder Desmidiaceen findet nicht statt.

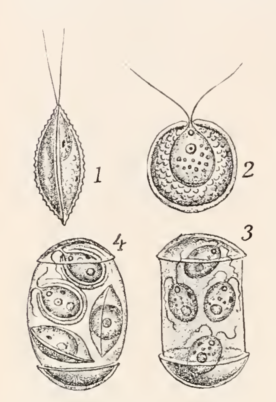


Fig. 150. *Phacotus* n. Stein. *1* Profil-, *2* Flächenansicht. *3*, *4* Zoosporenbildung.

Die Geißeln treten am Vorderende durch Kanälchen in der Naht hervor. Das Plasma ist von den Schalen durch eine breite helle Zone getrennt wie bei Haematococcus.

Die Zellteilung verläuft wie bei Chlamydomonas. Sind vier, zunächst nackte Tochterzellen gebildet, so klappen die beiden Schalen auseinander (Fig. 150, *3*, *4*), die Tochterzellen bleiben aber noch durch Gallerte unsicherer Herkunft vereinigt, bis die jungen Zellen eine komplete Membran erhalten haben. Erst dann schwindet die Gallerte und die Mutterschalen werden abgestreift.

Pteromonas (Seligo, Golenkin u. a.) ist flach zusammengedrückt und hat einen breiten, nicht selten mehr oder weniger verbogenen hellen Saum, der ebenfalls den vereinigten Rändern der Schalen entspricht. Golenkin vergleicht die letzteren nicht unzweckmäßig mit Arzneioblaten. Nach ihm haben diese Schalen vielleicht Kieselsäureeinlagerung.

Die Teilung verläuft wie bei Phacotus, einschließlich der Gallertmasse, welche die Schalenhälften sprengt.

Durch wiederholte Teilung werden bei Pteromonas nach Golenkin gleichgestaltete Gameten gebildet, welche normal kopulieren. Für Phacotus dagegen gibt Carter kleine männliche und im Verhältnis dazu recht große weibliche Gameten an. Die Sache würde sich also sehr den Verhältnissen bei Eudorina nähern. Doch bedarf die letztere Angabe wohl der Nachprüfung.

4. Volvocaceae.

Die Familie unterscheidet sich von den Chlamydomonaden durch dauernde Vereinigung mehr oder weniger zahlreicher, zweiwimperiger Zellen zu einem Individuum, das durch sein ganzes Leben beweglich bleibt. Die Pflänzchen haben die Form von Platten (Gonium, Platydorina) oder von kugelähnlichen Bildungen (Pandorina, Pleodorina, Eudorina, Volvox). Die vegetative Vermehrung erfolgt durch Tochterindividuen, welche fast völlig ausgebildet die Mutterzelle verlassen. Die Sexualität steigt von der Isogamie zu einer ausgeprägten Oogamie empor.

Mag das Wort Kolonie oder Coenobium vielleicht noch auf die niederen Formen passen, die höheren sind Individuen genau so gut wie ein Ulothrixfaden oder eine Gastrula. Darauf haben Bütschli u. a. klar hingewiesen.

Wir vermeiden deshalb hier den Ausdruck Kolonie tunlichst. Eine Erörterung darüber findet sich an anderer Stelle.

Die Gonien (untersucht von COHN, WARMING, MIGULA, AL. BRAUN, HARPER) stellen vierseitige Tafeln dar, welche bei Gonium sociale aus vier

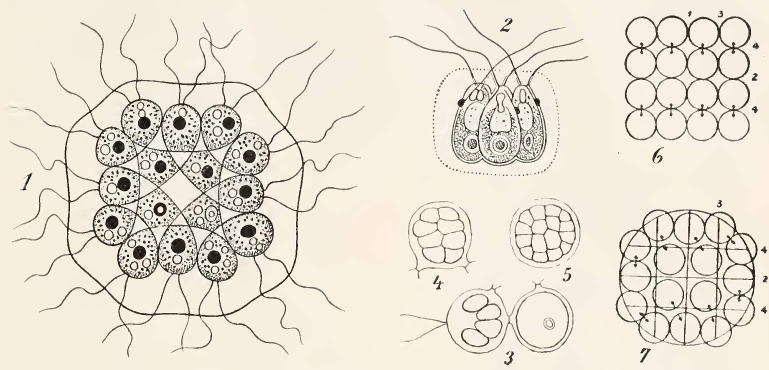


Fig. 151. *1 Gonium pectorale* u. *2 G. sociale* n. COHN. *3—5* Teilungen in den jungen Platten. Orig. *6—7* Schema der Teilung und Verschiebung der Zellen in den Platten. *n.* Harper.

bei Gonium pectorale aus 16 Zellen aufgebaut sind (Fig. 151, *1*, *2*). Manche Forscher vermuten freilich, daß beide Arten in den gleichen Entwicklungskreis hineingehören.

Die gerundeten oder etwas kantig ausgezogenen Zellen berühren sich nur an wenigen Stellen, sind aber hier mit Tüpfeln verbunden. Gallerte umgibt das ganze und findet sich auch in den meist dreiseitigen Zwischenräumen zwischen den einzelnen Elementen der Platte, nur in der Mitte ist nach HARPER eine wahre Öffnung. Die Geißelpaare sitzen alle auf der nämlichen Seite des Täfelchens und demgemäß sind auch alle farblosen Vorderenden der Zellen, die den Bau der Chlamydomonaden haben (Fig. 151), gleich gerichtet.

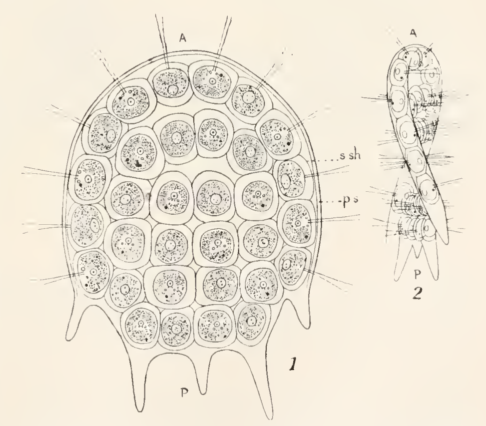


Fig. 152. *Platydorina* n. KOFOID. *1* von der Fläche, *2* von der Kante gesehen. *A* Vorder-, *P* Hinterende, *s.sh* Wand der Einzelzellen. *p.s* gemeinsame Gallerthülle.

Letzteres ist nach KOFOID anders bei der amerikanischen Platydorina. Hier liegen ebenfalls Täfelchen vor, aber die Spitzen der Einzelzellen sind abwechselnd nach der einen und der anderen Tafelseite gerichtet; die Geißeln

liegen dann auch auf beiden Seiten, so daß jede genau die Hälfte der Gesamtsumme führt. Die Platydorina-Tafeln sind schwach schraubig gebogen und zeigen dazu eine gerundete Vorder-, eine gezackte Hinterkante (Fig. 152). Danach leuchtet ein, daß die Bewegungen der beiden Gattungen ganz verschiedene sein müssen. Gonium rotiert unter schaukelnder Bewegung um eine auf der Platte senkrechte Achse, die Geißeln gehen voran. Die mittlere Öffnung mag bei alledem von Nutzen sein. Platydorina geht mit der abgerundeten Kante voran und rotiert entsprechend der schraubigen Krümmung um eine in der Ebene der Platte gelegene Achse. Außerdem kommen ruckweise usw. Bewegungen vor, welche MIGULA schildert.

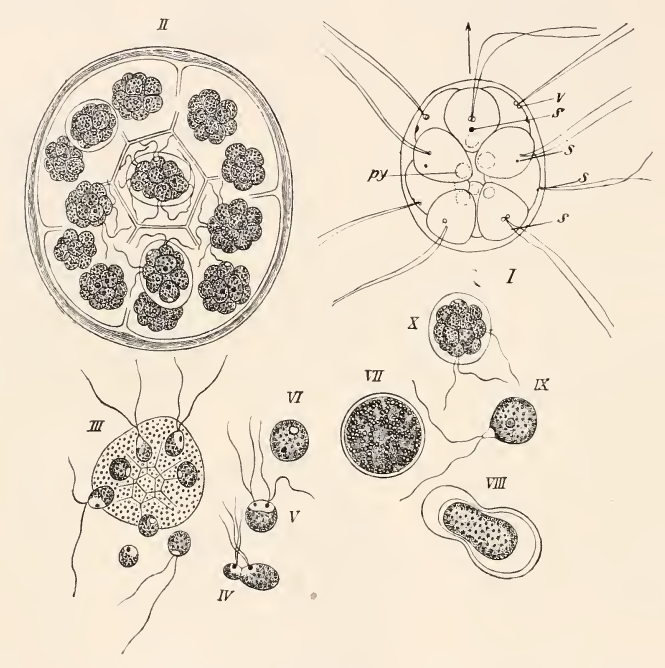


Fig. 153. *Pandorina Morum* n. PRINGSHEIM. *I* vegetative Familie. *II* Bildung von Tochterfamilien. *III* Ausschlüpfen der Gameten. *IV—VI* Kopulation derselben. *VII* Hypnozygote. *VIII*, *IX* Bildung eines Schwärmers aus derselben. *X* junge Familie, aus dem Schwärmer entstanden. *s* Augenfleck, *v* Vakuolen, *py* Pyrenoid.

Die einfachste Scheinkugel ist Pandorina (PRINGSHEIM, CONRAD), sie besteht aus 16 Zellen, welche sich fast berühren und im Zusammenhange damit gegen die Mitte hin konisch zugespitzt erscheinen. Sie lassen im Zentrum nur einen relativ kleinen Raum frei; (ob SCHEWIAKOFFS Mastigosphaera hierher gehöre, bleibt zweifelhaft [CARTER, COHN, KLEIN]). Die Fig. 153 zeigt diese Anordnung. Aus ihr ergibt sich auch die etwas ovoide Form der ganzen Pflanze, man unterscheidet ein Vorderende, das bei der Bewegung vorangeht und demgemäß ein Hinterende, über dessen Struktur und Entwicklung unten noch zu sprechen sein wird.

Eudorina (Fig. 154, *1*) besteht aus 32 Zellen (CARTER, GOEBEL, GOROSCHANKIN, CONRAD), die fast vollkommen gerundet und ohne Berührung miteinander einer Gallertmasse eingebettet sind. Diese ist im wesentlichen eine Hohlkugel und in deren Wand erkennt man fünf Kränze von Zellen, der vorderste enthält vier, die drei folgenden acht, der letzte wiederum vier grüne Elemente. Ein Vorderende hebt sich nicht bloß durch die Bewegungsrichtung, sondern auch durch die Form vom Hinterende ab.

Pleodorina wird mehrfach für eine Wuchsform der Eudorina gehalten, vielfach aber auch als eigene Gattung angesprochen. KOFOID, MERTON CHATTON untersuchten sie. Der Ähnlichkeiten sind genug, und doch fällt bei aller Gleichheit im Aufbau ins Gewicht, daß die vordersten Zellen kleiner sind als alle übrigen (Fig. 154, *2*). Bei Pl. illinoissensis handelt es sich nur um die vier vorderen Zellen, bei Pl. californica ist dagegen die ganze vordere

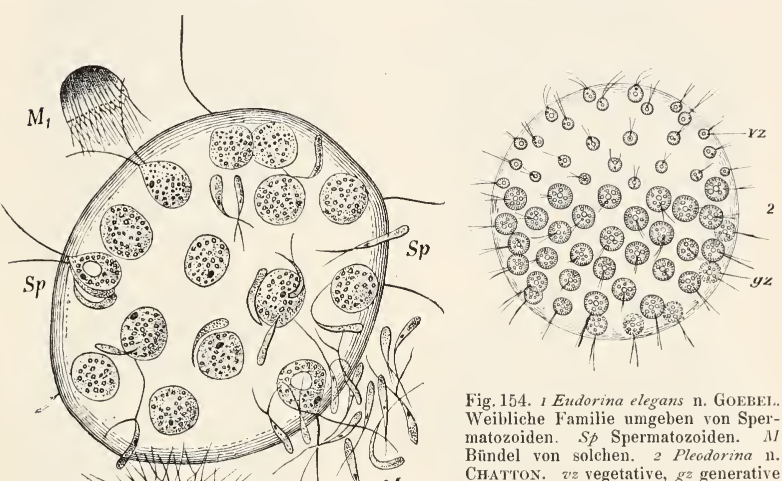


Fig. 154. *1 Eudorina elegans* n. GOEBEL. Weibliche Familie umgeben von Spermatozoiden. *Sp* Spermatozoiden. *M* Bündel von solchen. *2 Pleodorina* n. CHATTON. *vz* vegetative, *gz* generative Zellen.

Hälfte des eiförmigen Körpers aus kleineren Zellen aufgebaut als die hintere. Jene dienen nicht der Fortpflanzung.

Das führt hinüber zu Volvox, der Krone der Schöpfung in dieser Reihe. Sie wurde von COHN, OVERTON, KLEIN und ZIMMERMANN in erster Linie untersucht, JANET widmete ihr eine ausführliche Schrift, deren viele neuen Termini ich freilich nicht glücklich finde. Diese Gattung weicht von den vorerwähnten dadurch erheblich ab, daß die Zellen, welche in einer einzigen Schicht den Mantel der großen Hohlkugel (es werden 1—2 mm angegeben) zusammensetzen, sehr viel kleiner, dafür aber um so zahlreicher sind. COHN berechnete bis zu 12000, KLEIN bis zu 22000 Zellen für eine Kugel von Volvox globator (V. aureus hat viel weniger). Da natürlich auch hier jede Zelle zwei Geißeln führt, ist die ganze Alge mit einem gewaltigen Wimperpelz versehen (Fig. 155). Während nun bei den meisten bisher genannten Formen die Zellen gleichwertig und deshalb auch zur

Fortpflanzung befähigt sind, besitzt Volvox eine große Zahl vegetativer Zellen neben relativ wenigen, welche zu Oogonien, Antheridien oder Gonidien werden können; alle diese Fortpflanzungszellen liegen in der hinteren, bei der Bewegung nach rückwärts gekehrten Hälfte (Fig. 155, *3*, *4*) der Volvoxkugel, doch können dieselben gelegentlich bis auf zwei Drittel gegen das Vorderende vorgeschoben sein, zumal wenn es sich um die männlichen Zellen handelt (Fig. 155, *4*). Powers fand sogar eine Form, bei welcher sämtliche Zellen der Kugel zur Bildung von Spermatozoiden verbraucht werden — wohl ein Rückschlag zu Eudorina.

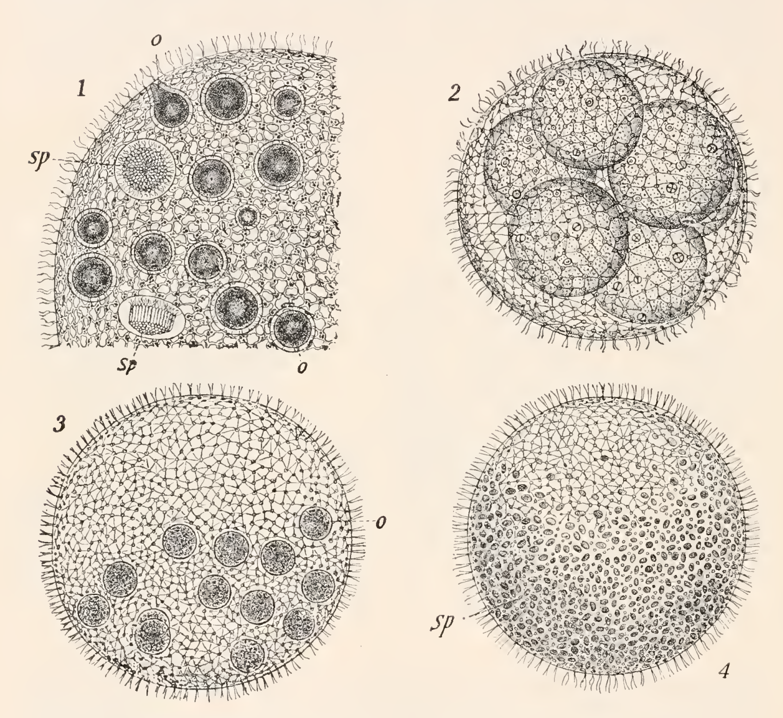


Fig. 155. *1 Volvox globator* n. Cohn. *2—4 Volvox aureus* n. Klein. *2* mit jungen Tochterindividuen. *3* mit Oogonien. *4* mit Antheridien. *o* Oogonien. *sp* Spermatozoiden.

Zwischenstufen zwischen Eudorina-Pleodorina und Volvox sind wohl Shaws Besseyosphaera und Campbellosphaera. Die Einzelzellen der Kolonien sind gerundet vorn bei jenen Gattungen, aber es ist nicht jede zur Fortpflanzung befähigt. Besonders Gonidien heben sich wie bei Volvox von den somatischen Zellen ab. Ob man besondere Gattungen hätte schaffen sollen, erscheint mir zweifelhaft.

Wir haben auch bei Volvox keineswegs eine Kugel vor uns, sondern einen mehr oder minder eiförmigen Körper; nur der Bequemlichkeit halber sprechen wir von einer solchen. Bei der Bewegung geht das aus-

schließlich aus kleinen Elementen aufgebaute Ende voran, das andere, welches die Fortpflanzungszellen führt, ist rückwärts gerichtet, und so kann man, wenn es auf die Bewegung allein ankommt, Vorder- und Hinterende unterscheiden. Das entspricht aber nicht ganz den entwicklungsgeschichtlichen Befunden. ARTHUR MEYER unterscheidet gemäß der erwähnten Verteilung der Zellen einen trophischen und einen generativen Pol, JANET spricht von dem ersteren als dem sensitiven, dem letzteren als dem Phialoporen-Pol. WILLS redet von Nord- und Südpol. Diese Bezeichnung möchte ich fallen lassen, die anderen aber akzeptieren. Besonders der sensitive Pol scheint mir richtig erkannt, konnte ich doch wohl einwandfrei dartun, daß der trophische Pol Lichtunterschiede perzipiert, nicht aber der generative.

Vielleicht steht zu dieser Lokalisierung der Empfindlichkeit die Form und Verteilung der Stigmen in Beziehung. Sie sind am Sinnespol viel stärker entwickelt als am generativen. Davon unten mehr.

Die „runden" Volvocinen gehen nicht einfach und gerade mit dem Vorderende durch das Wasser, vielmehr rotieren sie um ihre Längsachse und schreiten gleichzeitig vorwärts, so ist die Bahn meistens nicht ganz geradlinig, sie stellt vielmehr eine langgezogene Schraubenlinie dar. Die Drehung erfolgt bei Volvox globator vorzugsweise nach links, doch setzt sie auch häufig in eine Rechtsdrehung um. Bei Volvox aureus wechselt die Drehungsrichtung unregelmäßig. Eudorina dreht sich im Sinne des Uhrzeigers usw. Darüber geben KLEIN, JANET, CONRAD, MAST u. a. Auskunft. Bei Volvox ist das Vorderende etwas gehoben, ohne daß man diese Lage auf die Wirkung des schwereren Hinterendes schieben könnte.

Der Bau der Scheinkugeln der Volvocaceen ist keineswegs ganz einfach. Eudorina und Volvox globator sind wohl am übersichtlichsten. Ein medianer Längsschnitt durch die Alge (Fig. 156, *5* u. 157) zeigt an der Peripherie eine einzige Zellschicht, wie das nach früheren Angaben nicht anders zu erwarten ist. Die einzelnen Elemente — im Schnitt fast quadratisch — sind durch feine Linien (Fig. 156, *2*, *m*, *i*, *a*) begrenzt. Diese stellen aber nur die Mittellamelle (*m*) bzw. die äußerste nach außen (*a*) oder nach innen (*i*) gekehrte Schicht der eigentlichen Zellwand dar. Die Außenlamelle kann man wohl als Cuticularschicht bezeichnen, ihr liegt noch eine etwas anders zusammengesetze Schicht (*b*, Fig. 156, *2*) an. Den weiten Raum zwischen diesen Lamellen und dem Plasmakörper *(pl)* füllt eine gallertartige Masse *(g)* aus, welche aus „Pektin" zu bestehen scheint. Im übrigen sind die chemischen Verhältnisse wenig klar. Nach JANET sind der Innenlamelle *(i)* bei Volvox globator noch Gallertzylinder (*gz*, Fig. 157) aufgesetzt, die bis in die Mitte der Kugel hineinragen. Sie sind offensichtlich sehr beweglich bzw. dünnflüssig, denn es wird mehrfach angegeben, daß sich Spermatozoiden, ja Rotatorien u. a. in derselben ungehemmt bewegen. Das entspricht im wesentlichen den Angaben ARTHUR MEYERs, der diese Fragen genauer studierte. Nach ihm verbreitert sich bei Volvox tertius die Mittellamelle (*m'*, Fig. 156, 6) an der Peripherie der Scheinkugel ganz erheblich; sie wird zu ziemlich derben Leisten, welche nach innen vorragen. Bei Volvox aureus werden diese Leisten ebenfalls gesehen, aber die Mittellamellen sind nach dem Zentrum der Kugel hin weggelöst, so daß die Zwickel vielfach blind endigen. Nur da, wo verschiedene Zellen mit der Kante zusammenstoßen (also gleichsam in den Ecken des Wabensystems), bleibt ein Faden *(t)* stehen, welcher nun tief nach innen vordringt und hier an eine Membran *(i)* anschließt, welche der nach innen gekehrten, nicht verschleimten Lamelle der Zellwand entspricht. Die Angaben von JANET sind nicht ganz auf die von ARTHUR MEYER abgestimmt,

einige Nebensachen scheinen mir noch nicht ganz geklärt. Deutlich ist, daß überall eine gewaltige Verschleimung der Wände einsetzt und daß Gallertzylinder,

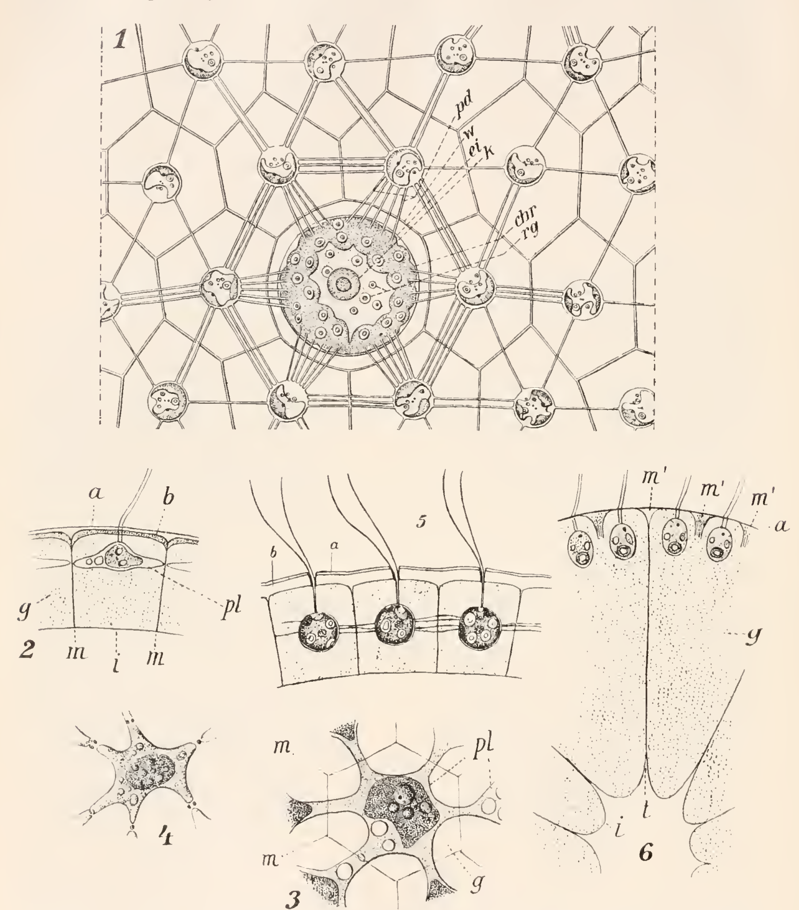


Fig. 156. *1 Volvox aureus*, Oberflächenansicht n. JANET. *2—4 Volvox globator* n. ARTHUR MEYER. *2* Querschnitt der Kugelwandung. *3* Flächenansicht derselben. *4* Dasselbe nach Entfernung der Mittellamelle. *5 Eudorina elegans*. Querschnitt der Kugelwand n. CONRAD. *6 Volvox aureus* desgl. n. ARTHUR MEYER. *pl* Plasma der Zelle, *a* äußere, *i* innere Zellwandschicht, *b* besondere Schicht, *m* Mittellamelle, *m'* verbreiterte Zwickel derselben, *g* Gallerte, *t* Trabeculae als Verbindung von *a* und *i*, *pd* Plasmodesmen, *w* Wand, *ei* Eizelle, *k* Kern, *chr* Chromatophoren, *rg* Pyrenoid.

die vielleicht etwas verschiedenen Ursprung haben, bis in die Mitte des Ganzen vordringen.

In der Flächenansicht erkennt man (Fig. 156. *1*, *3*) sechseckige Zeichnungen, hervorgerufen durch die Mittellamellen, inmitten derselben liegt gleichsam

an Armen aufgehängt der Plasmakörper. Dieser ist bei Volvox globator strahlig (Fig. 156, *3, 4*), seine Arme, ziemlich derb, durchsetzen scheinbar geradeswegs und ganz, die Mittellamelle (Fig. 156, *3*), tatsächlich sind aber nur (Fig. 156, *4*) äußerst feine Fädchen vorhanden, welche in Mehrzhal die Mittellamelle durchbrechen und so die dicken Plasmaarme verbinden.

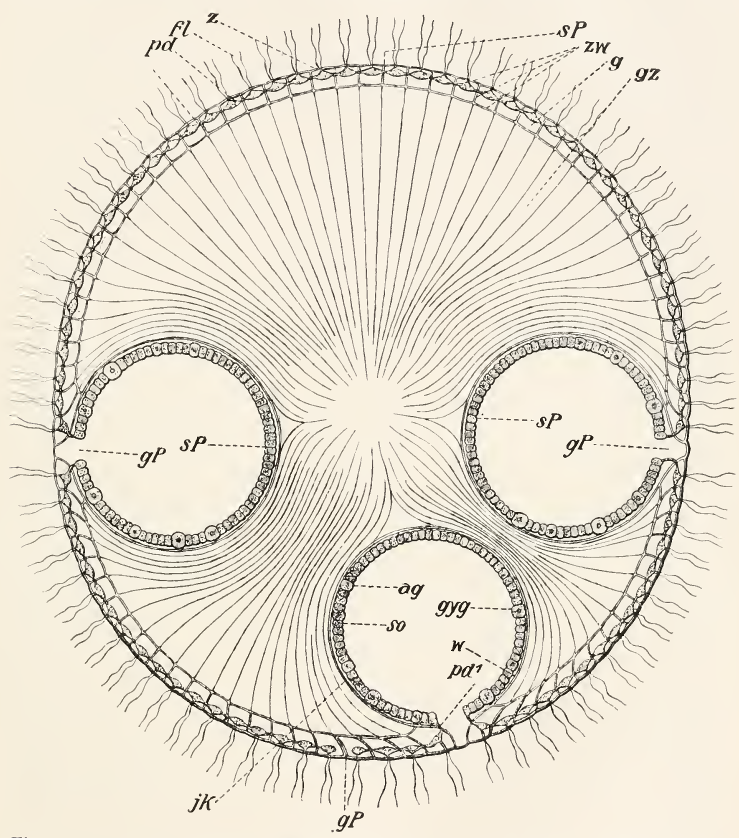


Fig. 157. *Volvox globator*, Längsschnitt n. Janet, schematisiert. *sP* sensitiver Pol, *gP* generativer Pol, *z* Einzelzellen, *zw* Zwischenwände, *g* Gallert der einzelnen Zellen, *gz* Gallertzylinder, *fl* Geißeln, *pd* Plasmadesmen, *ag* männliche, *gyp* weibliche Gonidien, *so* somatische Zellen, *pd'* Plasmodesmen, *w* Wand.

Volvox aureus hat derbere Plasmaverbindungen; von den runden Protoplasten zieht im einfachsten Falle je ein Strang zur Nachbarzelle (Fig. 156, *1*). Derselbe passiert die Gallerte unterhalb der Zwickel (*m'*), welche die Reste der Mittellamelle darstellen. Arthur Meyer zeigte nun, daß im vorderen Teile der Kugel von Volvox aureus immer nur je ein Plasmafaden von Zelle zu Zelle geht, daß dagegen im Hinterende die Verbindungen drei- bis sechsfach sind,

und daß besonders die Fortpflanzungszellen sehr stark durch Plasmafädchen mit den Nachbarzellen verkettet werden (Fig. 156, *1*). Diese Verbindungen werden offenbar erst ziemlich spät gelöst, d. h. zu einer Zeit, in welcher die Gonidien schon mehrfache bis vielfache Teilungen erfahren haben. JANET bestätigt das alles. Die Plasmodesmen bei Eudorina sind wiederum recht zart, aber in Mehrzahl vorhanden (Fig. 156, *5*).

Der Inhalt der Einzelzellen stimmt in allen wesentlichen Punkten mit demjenigen der Chlamydomonaden überein. Die beiden pulsierenden Vakuolen und das Becherchromatophor kehren wieder. Zumal für Eudorina und Pleodorina trifft das zu, während bei Volvox eher einfachere, gekrümmte Platten zu verzeichnen sind. Das hängt mit der Zellform zusammen, die ja bei Volvox globator die eines abgeflachten Sternes ist. In diesem Fall gehen Fortsätze des Chlorophyllkörpers in die Tüpfelkanäle ein Stück weit hinein (Fig. 156, *3*). Schon MIGULA gab an, daß der grüne Körper bei Volvox minor nicht einfach ein Becher sei, sondern daß dieser aus verschiedenen Stücken usw. aufgebaut werde, und MERTON betont, bei Pleodorina sei der Becher aus radiär gestellten Platten zusammengesetzt, zwischen welchen Plasma hindurchtrete. Diese Fragen sind wohl im Zusammenhang mit Haematococcus erneut zu prüfen.

Gewöhnlich liegt ein Pyrenoid am Grunde des Bechers, schon in den vegetativen Zellen können einige dazu gebildet werden, eine starke Vermehrung aber ist in den Fortpflanzungszellen wahrzunehmen, wenn diese sich vergrößern (Fig. 156, *1*).

Als Reservestoff scheint neben Stärke Volutin aufzutreten (s. ZIMMERMANN), es stellt wohl die sogenannten roten Körperchen dar, d. h. solche, die sich mit bestimmten Farben rot tingieren lassen.

Der Augenfleck ist nach MERTON halbkugelig — Wölbung nach innen, er hat eine Plasmagrundlage (Pleodorina) mit eingelagertem Haematochrom wie bei Chlamydomonas.

RYDER war der erste, welcher beobachtete, daß die Augenflecke des Volvox am sensitiven Pol 6—8 Mal so groß sind als am generativen. Die Größe nimmt gleichmäßig von vorn nach hinten ab und am generativen Pol sind sie kaum noch wahrzunehmen. RYDERS Angaben wurden überall bestätigt. Bei Anwendung des Paraboloid-Kondensors kann man die Stigmen als leuchtende Punkte im auffallenden Licht wahrnehmen und auch so die Abnahme der Größe nach hinten sehr schön zeigen. Schon bei Pandorina (Fig. 153) sind diese Beziehungen sehr deutlich und natürlich bei den einzelnen Gattungen auch ein wenig verschieden. Für Pleodorina erwähnt MERTON besonders große Augenflecke an den vier vordersten vegetativen Zellen der Scheinkugel. Die erwachsenen Kugeln der Pleodorina illinoinensis führen Stigmata nur noch an den vorderen vegetativen Zellen (CHATTON).

Die Augenflecke liegen stets in einer bestimmten Entfernung von den Geißeln und im Gegensatz zu OVERTON geben die meisten Forscher an (MAST, STEMPEL, MERTON, CONRAD u. a.), daß sie vom Grunde der Wimpern nach auswärts bzw. rückwärts gerichtet seien. Die Äuglein wären also nicht nach vorwärts, sondern nach der Seite, bei Pleodorina sogar (MERTON) nach rückwärts gekehrt. Fig. 153 gibt die Lage für Pandorina an und Fig. 158 erläutert die Sache für Volvox nach MASTS Auffassung. Die Stigmen würden danach auf verschiedenen Meridianen sehr regelmäßig über die Kugel verteilt sein.

Die Geißeln treten als die üblichen kinoplasmatischen Fortsätze des Zellplasmas durch die Zellwandung nach außen Hierfür sind in dieser

Öffnungen ausgespart, die bei Pleodorina die Form einseitig erweiterter Röhren annehmen. Die Wimpern sitzen einem Basalkörper in der Zelle auf, man kann an ihnen ein unteres, festeres und ein oberes, zarteres Ende unterscheiden — wenigstens bei Pleodorina — und das erinnert an Dunaliella und Polytomella. Die Bewegung der Geißeln im einzelnen ist nicht so ganz klar, nur ist wohl deutlich, daß sie sich einheitlich bewegen müssen. Das erkennt man auch im auffallenden Licht. MAST hat die Sache theoretisch behandelt.

Völlig klar wird der Aufbau der Volvocinen erst, wenn wir die Entwicklung verfolgen und zwar die ungeschlechtliche Vermehrung. Diese vollzieht sich nicht durch Zoosporen oder irgend etwas ähnliches, sondern aus allen oder aus einzelnen Zellen der Mutterpflanze gehen durch Teilung Töchter hervor, welche jener durchaus gleich sind.

Gonium läßt aus jeder einzelnen Zelle der Platte neue Individuen hervorgehen. Durch zwei gekreuzte Wände, die stets in die durch Geißeln und Chromatophor gekennzeichnete Längsachse fallen, werden die Zellen in vier Teile zerlegt und damit kann es bei Gonium sociale sein Bewenden haben (Fig. 151). Bei Gonium pectorale (COHN, HARPER) werden die Quadrantenzellen durch untereinander parallele Wände derart zerlegt, daß acht in zwei Reihen nebeneinander geordneter Elemente entstehen (Fig. 151, *4*), diese können zu achtzelligen Kolonien werden, meistens aber erfolgt nochmals eine Teilung senkrecht zur vorhergehenden und so ergeben sich vier Reihen zu je vier, oder besser zwei Doppelreihen, wie sie HARPER in Fig. 151, *6* wiedergibt. Die junge Goniumtafel ist in der Mutterzelle fast becherartig gekrümmt (Fig. 151, *3*), ihre Zellen sind gegeneinander kantig abgeplattet. Sind die Teilungen vollendet, so verläßt die Tochterscheibe die Mutterzelle, beginnt die Bewegung und rundet die Einzelzellen gegeneinander ab, so daß ein Gitter entsteht, dessen Maschen, wie oben gesagt, mit Gallerte gefüllt sind. Dabei ergeben sich nach HARPER Verschiebungen, welche die ursprüngliche regelmäßige Anordnung stören (Fig. 151, *7*), dafür sorgen, daß die Zellen sich auch nach der Abrundung tunlichst berühren und einen tunlichst kleinen dreiseitigen Raum zwischen sich lassen (Fig. 151, *1*). Im fertigen Zustande stehen alle Zellen miteinander durch Tüpfel in Verbindung, auch die, welche nicht auseinander hervorgingen, sie werden sekundär durch Unterbrechungen in den einander berührenden Zellwänden verkettet.

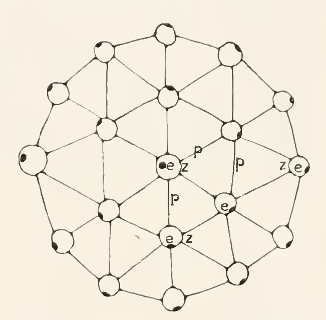


Fig. 158. *Volvox* n. MAST. Lage der Augenflecke. *z* Zellen, *p* Plasmodesmen, *e* Augenfleck.

Für die übrigen Formen mögen die bestuntersuchten Eudorina und Pleodorina den Typus abgeben. Neuerdings ist auch Volvox von ZIMMERMANN gut durchgearbeitet. Soll die Vermehrung, welche GOROSCHANKIN und GOEBEL fast gleichzeitig, dann MERTON und CONRAD studierten, beginnen, so teilen sich die fortpflanzungsfähigen Zellen mehr oder weniger gleichzeitig. Die Scheidewände gehen (Fig. 159), wie üblich, der Längsachse der Mutterzelle parallel. Durch zwei gekreuzte Wände entstehen zunächst vier Zellen (Fig. 159, *5*, *a*), welche sich von der Mutterzellwand, die jetzt deutlich wird, abheben; auch sieht man, daß diese Zellen nicht mehr genau

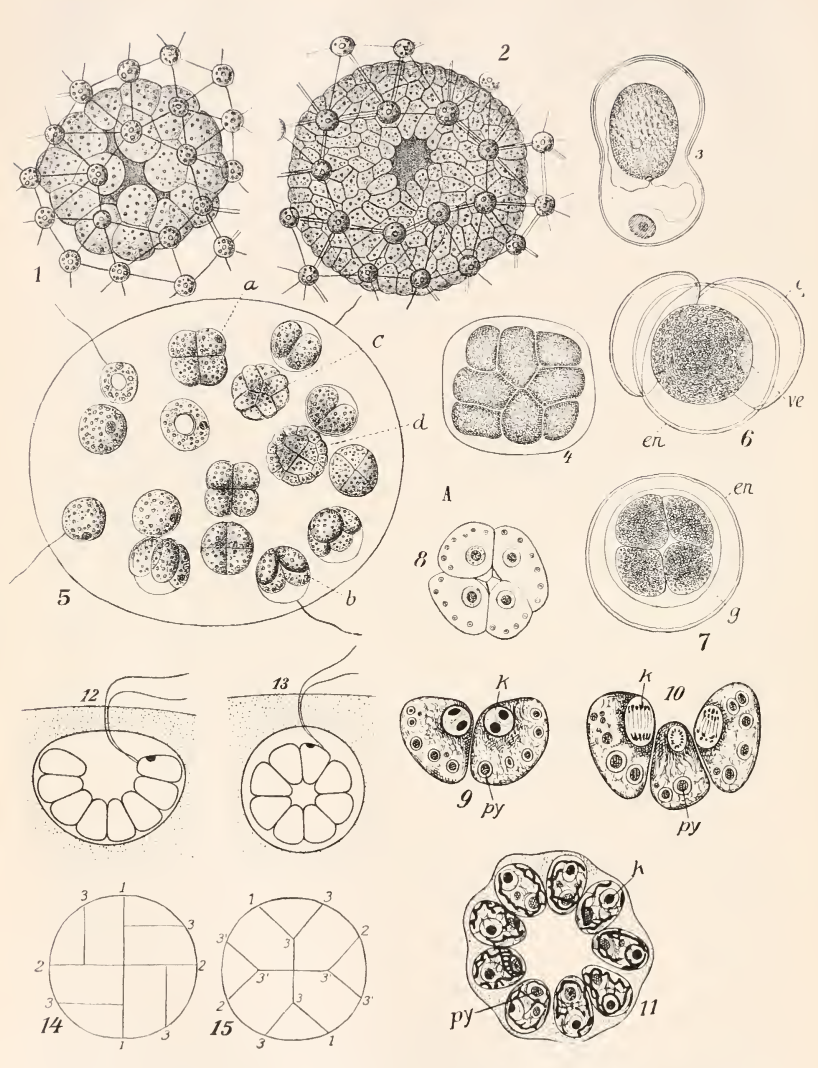


Fig. 159. *1, 2 Volvox aureus* n. KLEIN, junge Individuen mit Öffnung. *3—5 Eudorina. 3, 4* Keimung der Zygoten n. OTROKOFF. *5* ganze Kugel, Tochterindividuen bildend n. GOEBEL. *6, 7 Volvox aureus* n. KIRCHNER, keimende Zygoten. *8 Volvox* n. JANET. Junge Kugel von vorn. *9—12 Pleodorina.* Entwicklung der Kugeln n. MERTON. *12, 13* Schemata der Teilungen in den Jugendstufen. *14, 15* Teilungsschemata. *cp* aufgerissenes Epispor, *en* Endospor, *g* Gallerthof, *ve* hyalines Plasma am Vorderende, *py* Pyrenoid, *k* Kern.

in einer Ebene liegen, sondern bereits eine ganz schwach becherförmig gekrümmte Scheibe darstellen (Fig. 159, *5*, *b*).

Die jetzt folgenden Teilungen beobachtet man am besten vom Rücken der gekrümmten Scheibe aus. Man sieht dann, daß in jedem Viertel eine weitere Teilung einsetzt, wie das Schema 159, *14* angibt, die neuen Wände stehen, wie ersichtlich, den beiden primären Teilungswänden paarweise parallel. Doch das ist nur im Prinzip so, in Wirklichkeit werden die Wände schon sehr zeitig verschoben und damit entsteht das berühmte Kreuz (Schema 159, *15*, Fig. 159, *5 c*), welches bei allen kugeligen Volvoceen auf dieser Entwicklungsstufe wiederkehrt. Durch perikline Wände werden nun von den Kreuzzellen vier zentrale abgeschnitten (Fig. 159, *5* d), welche sich nicht weiter teilen, während die auf diesem Wege gebildeten peripheren, sowie die Eckzellen durch peri- und antikline Teilungen zerlegt werden, bis die Zahl 32 erreicht ist. Merton hat gegen diese Darstellung Bedenken erhoben.

Während dieser Teilungen (meist vom Achtzellenstadium energisch beginnend) krümmt sich die entstehende Platte immer mehr zu einem schüssel-, becher- und krugförmigen Gebilde, bald erscheint eine Kugel mit kleiner Öffnung, endlich wird auch diese geschlossen (Fig. 159, *12*, *13*).

Die ursprünglich kantigen Zellen runden sich ab und erhalten Geißeln, dann reißt die Muttermembran auf und die ganzen Individuen bewegen sich ins Freie, um hier ihre endgültige Größe und Form anzunehmen. Sobald die jungen Zellen Kugelform erhalten haben, tritt die oben erwähnte Anordnung in Ringen in die Erscheinung. Sie kann nicht ohne Verschiebung der Elemente gegeneinander zustande gekommen sein und ohne Bildung sekundärer Tüpfel wird es auch hier kaum abgehen. Anders kann die allseitige Verbindung der Zellen durch die Plasmodesmen kaum verstanden werden.

Das Geißelpaar der Mutterzelle bleibt lange erhalten, es sitzt nach Merton mit dem alten Augenfleck zusammen einer Randzelle der sich krümmenden Scheibe an (Fig. 159, *12*), und wenn diese zur Kugel zusammenschließt (Fig. 159, *13*) markiert es noch lange den Ort, an welchem der Zusammenschluß stattfand, d. h. die Stelle, welche man als oralen Pol bezeichnen kann. Nun waren wohl die meisten Forscher der Meinung, daß die jungen Kugeln eben jenen Pol bei der Bewegung nach vorn richten. Merton zeigte aber, daß das falsch ist. Die jungen Kugeln bewegen sich so, daß der aborale, d. h. der der Mündung abgekehrte Pol nach vorwärts gerichtet ist. Das bedeutet nichts anderes als eine Umkehr der Polarität bei jeder Neubildung eines Individuums. Die Terminologie wird damit nicht leichter; wir haben den sensitiven Pol als den vorderen bezeichnet, dürfen aber nicht vergessen, daß dieses der aborale ist, der orale wird nachgeschleppt. Man könnte an eine Änderung der ganzen Bezeichnungen denken, aber die Sache wird dadurch kaum besser.

Das ist aber nicht die einzige Umkehr, sondern jede einzelne Zelle erfährt eine solche. Im Vierzellenstadium liegen die Elemente der jungen Kugel so wie Fig. 159, *8*, *9*, *10* angeben, die Spitzen zeigen nach der Innenseite des in Bildung begriffenen Bechers. Das ergibt sich aus dem Umstande, daß die Ausgangszelle Längsteilungen, wie schon erwähnt, erfahren hat. Längsteilungen setzen auch weiter in den Becherzellen ein — schon die Kernspindeln stehen dem entsprechend (Fig. 159, *9*, *10*) — und demnach zeigen auch weiterhin die Plasmakörper mit der hellen Spitze nach einwärts. Später aber rücken die Chromatophoren nach einwärts, das farblose Plasma mit dem Kern nach auswärts (Fig. 159, *11*), und nun erst

werden von diesem aus die Geißeln gebildet. Sie entwickeln sich demnach völlig unabhängig von den Cilien der Mutterkolonie, dasselbe gilt von den Augenflecken, die wohl ebenfalls erst nach der Drehung des Plasmaleibes gebildet werden.

Die Vermehrung der Pandorina (Fig. 153) ist fast identisch mit der eben geschilderten. Die umgekehrt pyramidalen Zellen runden sich ab, so daß man fast eine Eudorina-Kolonie vor sich zu haben glaubt, dann setzen dieselben Teilungen ein wie bei den vorigen Gattungen. CHODAT und B. SCHROEDER schildern das, ich kann ihre Angaben bestätigen. Nachdem die Platte sich zur Hohlkugel geschlossen, muß noch ein Wachstum der Zellen gegen das Kugelzentrum hin erfolgen. CHODAT sah zeitweilig bei Pandorina tafelförmige, bewegliche Formen, dem Gonium ähnlich. Ob das etwas normales ist, muß weiterer Untersuchung vorbehalten bleiben.

Wir sahen schon, daß Volvox nicht aus jeder Zelle fortpflanzungsfähig ist. Die Mutterzellen neuer Individuen, meist Parthenogonidien genannt, liegen über das Hinderende der Kugeln gleichmäßig verteilt. Sie sind in ziemlich regelmäßigen Abständen angeordnet und schon in ganz jungen Individuen vor deren Austritt aus der Mutter als etwas größere, inhaltsreiche Zellen erkennbar. Ihre Zahl mag dort, wo sie allein in der Kugel ohne andere Fortpflanzungszellen sich vorfinden, auf zehn bis zwölf steigen, meistens sind es acht bei Volvox globator, ca. sechs bei V. minor (s. a. JANET).

Die Gonidien ragen als dicke Zellen ziemlich weit in den Innenraum der Volvoxkugel hinein. Sie haben den normalen Bau der Chlamydomonadenzelle, nur wird das Chromatophor vergrößert, die Zahl der Pyrenoide erheblich vermehrt. Die Geißeln fehlen nicht. Die Teilungen sind genau dieselben wie bei Eudorina, Pleodorina usw., nur müssen sie natürlich weit häufiger einsetzen, um die verhältnismäßig großen Scheinkugeln zu bilden. Die Mundöffnung bleibt meist lange sichtbar (Fig. 159, *1*, *2*). Nach ZIMMERMANN erfährt bei Volvox genau wie bei Eudorina u. a. jede einzelne Zelle der jungen Kugel eine Drehung um 180° und außerdem wird, wie oben beschrieben, der orale Pol zum Hinterende. Das Schema der Fig. 157 zeigt diesen also richtig mit seiner noch nicht ganz geschlossenen Öffnung an der Oberfläche der alten Kugel und weist den Fortpflanzungszellen (Fig. 157) ihren Platz in der Nähe der letzteren an; ihnen gegenüber liegen die rein vegetativen Zellen des trophischen oder sensitiven Pols. In der Mutterpflanze liegen die Zellen noch ganz dicht aneinander gepreßt, sie entfernen sich bei Volvox in besonders auffälliger Weise voneinander und lassen die langen Plasmaverbindungen usw. erst erkennen, wenn bereits der Austritt aus der alten Kugel erfolgt ist. Um diesen zu bewerkstelligen, lösen sich die Tochterkugeln von der Wandung der Mutter los, gelangen in den Mittelraum und treten nach WILLE, OVERTON, SHAW u. a. am hinteren Ende, d. h. am oralen Pol, oft unter Zerreißung der Kugel, aus. Trotzdem ist vielleicht hier die Öffnung vorbereitet, denn seit OVERTON kennt man (s. a. STEMPEL) ein „polares Plateau“. Der generative Pol führt nämlich eine Abflachung genau in der Achse der Kolonie, die aus Schleim besteht und von besonderen Zellen umgeben wird. Das ist nichts anderes als ein letzter Rest der Öffnung des Bechers oder Kruges am oralen Ende, der mit Gallerte geschlossen wird. Die Geburt der Tochterkugeln findet nach der einen Angabe statt, während die Mutter noch in Bewegung ist, nach einer anderen Auffassung, aber während der Ruhe (JANET).

Shaw läßt die jungen Kolonien bei manchen Arten aus Öffnungen austreten, die für jede von ihnen besonders gebrochen sind wurden.

Bezüglich anderer als der erwähnten ungeschlechtlichen Fortpflanzungsmodalitäten ist nicht gerade viel bekannt. Cohn sah, daß die einzelnen Zellen von Gonium ihre Hülle verlassen und ohne Membran schwärmen können, allein was aus ihnen wird, ist unsicher.

Dauerzellen gibt Cohn für Gonium Tetras Al. Br., Migula für Gonium pectorale an. Cohn und Henfrey fanden sie bei Eudorina. Verwechslung mit Zygoten ist freilich nicht ganz ausgeschlossen.

Die Dauerzellen entstehen in der üblichen Weise durch Verlust der Geißeln, Bildung von Reservesubstanz, von dicker Membran usw. unter Aufquellen der alten Hüllen.

Migula sah ihre Keimung bei Gonium pectorale. Durch Vierteilung entstanden nackte Schwärmer, welche zu vierzelligen Kolonien wurden, aus diesen gingen dann normale 16-zellige hervor. Nach Chodat sollen auch Palmellen entstehen können.

Hartmann konnte Eudorina durch zahlreiche Generationen züchten, in welchen sie immer nur ungeschlechtliche Vermehrung aufwies; auch im Freien erzeugen Volvox u. a. zweifellos viele Gonidiengenerationen hintereinander, solange die äußeren Bedingungen einigermaßen konstant bleiben. Tritt aber in diesen ein bestimmter Wechsel ein, dann beginnt, wie auch sonst üblich, die geschlechtliche Fortpflanzung.

Dort, wo die Bedingungen für die eine oder die andere Art der Vermehrung stark wechseln, begegnen uns die Volvocales in sehr verschiedenen Stadien der Entwicklung. Klein hat von dem außerordentlichen Wechsel in den Erscheinungsformen unserer Algen berichtet, ohne daß es gelungen wäre, alles im einzelnen nach den Ursachen zu präzisieren.

Die geschlechtliche Fortpflanzung zeigt, wie schon S. 220 angedeutet, alle Übergänge von der Isogamie zur Oogamie.

Bei Gonium kopulieren nach Schussnig Gameten, welche zu 16 in der Mutterzelle entstehen. Sie sind untereinander völlig gleich, es resultiert eine Hypnozygote, welche bei der Keimung vier Zoosporen liefert. Jede einzelne wird zu einer neuen Tafel.

Für Pandorina wies Pringsheim die Paarung der Gameten nach. Die gewöhnlichen vegetativen Pflänzchen teilen sich in der üblichen Weise in 16 Tochterfamilien. Da die Konsistenz der Hüllmembranen in diesen Fällen etwas größer ist als gewöhnlich, bleiben sie länger im Zusammenhang, es tritt auch eine kurze Periode der Unbeweglichkeit ein, welche die Masse auf den Boden der Kulturgefäße usw. führt; dann aber trennen sich nicht bloß die eben gebildeten Familien voneinander, sondern diese letzteren entlassen auch ihre einzelnen Zellen. Die Zellmembranen verquellen und der Inhalt schlüpft an irgend einer besonders erweichten Stelle aus (Fig. 153, *III*).

Diese nackten Zellen sind zweiwimperige Gameten, welche von denen vieler Chlamydomonaden in nichts Wesentlichem abweichen. Sie kopulieren auch nach bekanntem Muster, indem sie mit den Vorderenden voreinander stoßen (Fig. 153, *IV—VI*). Das Resultat ist eine Hypnozygote.

Pringsheim weist darauf hin, daß die Gameten an Größe nicht unwesentlich verschieden sind, doch konnte er konstante Unterschiede an den Gametenpaaren nicht wahrnehmen. Diese beruhen vielleicht nur auf Ernährungsdifferenzen.

Gegen Pandorina heben sich Eudorina, Pleodorina und Volvox puncto Sexualität recht scharf ab, weil hier Eier und Spermatozoiden sehr ausgeprägt sind. Die beiden ersten lassen nach den Untersuchungen von Goro-

SCHANKIN, GOEBEL, CHATTON und MERTON weibliche und männliche Familien unterscheiden. In den weiblichen werden alle großen Zellen des Hinterendes zum Ei, ohne daß wesentliche Veränderungen gegen die vegetativen Individuen einsetzten, nur schwellen sie etwas an und entfernen sich durch Verquellung der Zwischensubstanz etwas weiter voneinander. Die Männchen erscheinen stärker modifiziert. Alle Zellen einer grünen Familie mit Ausnahme der vordersten werden zu Antheridien, sie teilen sich genau so, als ob es Tochterfamilien geben sollte. Indes erfolgt meistens keine Krümmung, die ursprüngliche Platte bleibt erhalten, die Teilungen überschreiten die Zahl 32 nicht unwesentlich. Die grüne Färbung der Zellen geht schließlich in gelb über, die Zellchen strecken sich senkrecht zur Platte und erhalten sämtlich zwei Geißeln. Es unterbleibt aber die Umlagerung von Kern und Chromatophor, ersterer verbleibt in der vorderen Zellhälfte, und am vorderen Zellpol entstehen auch die neuen Geißeln.

Damit entsteht eine Gonium-ähnliche Platte, zusammengesetzt aus kleinen Palissadenzellen. Die ganze Platte resp. das Bündel von Zellen, (Spermatozoiden) tritt aus der Mutterzelle (Antheridium) aus und schwärmt umher, um bald weibliche Familien anzutreffen. Durch Verschlingung der beiderseitigen Cilien wird ein Bündel Spermatozoiden an der Eizelle vertaut (Fig. 154), es zerfällt bald in einzelne Zellen, welche nun solange die Eizelle umschwärmen, bis eins der Spermatozoiden mit dem Ei verschmilzt.

Die Modalitäten im einzelnen sind nicht ganz klar, ich übersehe nicht, ob das Ei mit einer besonderen Membran umgeben ist, ob diese Membran zum Eintritt der Spermatozoiden eine eigene Öffnung hat, ob man demnach von einem Oogonium reden darf usw. Klar ist nur, daß nach der Befruchtung des Eies die Zygote, und ich rede auch hier von einer solchen, sich mit derber Membran umgibt, Reservestoffe speichert und damit zur Hypnozygote wird, die meistens durch Hämatochrom rot gefärbt ist.

Die Befruchtungsprozesse bei Volvox gleichen fast in allem denjenigen von Eudorina. Im Zusammenhang mit der oben erwähnten Arbeitsteilung produziert eine Kugel von V. globator rund 30 (20—64), von V. aureus nur 1—15 weibliche Zellen in der generativen Hälfte. Schon beim Ausschlüpfen der Töchter aus der Mutterkugel sind die Anlagen derselben als größere cilienfreie Zellen sichtbar. Unter erheblicher Vergrößerung werden sie intensiv grün gefärbt und verlängern sich etwas flaschenförmig gegen die Peripherie (Fig. 155, *1*, *o*), andererseits ragen sie in den Hohlraum der Mutterkugel vor. Diese Körper sind mit einer Gallerthülle resp. Membran versehen, welche zweifellos als Oogoniumwandung aufgefaßt werden muß. Die Eireife gibt sich darin zu erkennen, daß sich die Plasmamassen aus dem kurzen peripheren Hals zurückziehen. Ob bei dieser Gelegenheit sich eine Öffnung nach außen zum Eintritt der Spermatozoiden bildet, wird nicht angegeben.

Die Antheridien werden in sehr wechselnden Mengen an dem generativen Pol der Kugeln gebildet, bei V. globator finden sich deren nur wenige, meist nur bis fünf, bei V. aureus dagegen können $^2/_3$ aller Zellen einer Kugel gelegentlich zu Antheridien werden (Fig. 155, *1*, *4*) und bei einer anderen Form werden nach POWERS sämtliche dazu aufgebraucht (s. oben).

Die Entwicklung in den Antheridien vollzieht sich genau wie bei Eudorina. Noch häufiger aber als bei jener Gattung bleibt es nicht bei der Bildung von Spermatozoidplatten, sondern es kommen auch Miniaturkugeln zur Entwicklung.

Die einzelnen Spermatozoiden stellen eine relativ große komplete Zelle dar. Sie sind spindelförmig, etwas spiralig gebogen. Am dickeren

Hinterende sitzt ein gelbes, zuweilen grünliches Chromatophor. Das Vorderende ist schnabelartig verlängert; die beiden Geißeln sitzen diesem Schnabel seitlich an. (Bei Eudorina pflegen die Geißeln an der Spitze zu sitzen, doch kommen auch seitliche Stellungen vor.) Klein gibt metabolische Bewegungen der Spermatozoiden an.

Die männlichen Zellen werden bald in ihrer Gesamtheit als Bündel entleert, bald zerfallen sie schon innerhalb der Mutterzelle, das wechselt nach den Arten, und wohl auch nach den äußeren Bedingungen, nach Jahreszeit usw. Cohn, Klein Kirchner, Janet, Stempel u. a. machen darüber im einzelnen etwas abweichende Angaben. Die Bündel als solche gelangen bis zu den Oogonien, um dann erst zu zerfallen oder aber die einzelnen Spermatozoiden eilen dorthin. Wie das eigentlich erfolgt, ist um so weniger klar, als nicht selten angegeben wird, die männlichen Zellen müßten durch die oben beschriebene Öffnung am generativen (oralen) Pol, d. h. durch das polare Plateau in das innere der Kugeln vordringen (s. a. Chatton, Pleodorina). Genau gesehen ist der Sexualakt bei Volvox meines Wissens nicht, erneute Untersuchung muß Klarheit schaffen.

Das Resultat der Befruchtung ist wieder eine rote Hypnozygote mit sternförmigen Membranfortsätzen bei V. globator, mit glatter Membran bei V. aureus und tertius. Die Haut gliedert sich hier, wie auch sonst so häufig, mindestens in zwei Lagen, ein Epi- und ein Endospor, die sich nach Kirchner oft weit voneinander abheben

Vereinzelt, z. B. von Klein und Janet wird angegeben, daß sich die Eizellen unbefruchtet und dann ohne Ruhepause zu neuen Kolonien entwickeln können. Ganz klar scheint mir auch diese Sache nicht zu sein.

Die Verteilung der Geschlechter und der Fortpflanzungszellen überhaupt ist bei den Spezies der Gattung Volvox nicht unwesentlich verschieden. V. globator besitzt einerseits vegetative Kugeln, welche nur Tochterkugeln bilden, andererseits geschlechtliche Stöcke, auf welchen fast immer Oogonien und Antheridien vereinigt sind, hier herrscht also Monoecie. Die sexuellen Kugeln pflegen ausgeprägt proterandrisch zu sein und deshalb ist Selbstbefruchtung im allgemeinen ausgeschlossen. Cohns abweichende Angaben brauchen aber nicht falsch zu sein, denn nach Overton und Klein ist eine Selbstbefruchtung für Volvox globator nicht ganz verhindert.

Für V. aureus wissen wir, daß rein vegetative, rein weibliche und rein männliche Individuen (letztere bildeten die alte Gattung Sphaerosira) vorkommen (Fig. 155). Die Pflanze ist deshalb früher auch als diözisch angesprochen worden, allein Kleins Beobachtungen zeigten, daß diese drei verschiedenen Fortpflanzungsorgane in den mannigfachsten Varianten nebeneinander in dem gleichen Stock vorkommen können: Oogonien neben vegetativen Tochterkugeln, letztere neben Antheridien, sowie Oogonien neben Antheridien usw., kurz alle theoretisch möglichen Kombinationen können realisiert sein, wie das u. a. Janet und Stempel dartun. Die Nachkommen eines Individuums brauchen nicht von der gleichen Sorte zu sein wie die Eltern, aus ungeschlechtlichen können wieder ungeschlechtliche Scheinkugeln oder aber auch geschlechtliche hervorgehen und umgekehrt aus letzteren geschlechtliche oder ungeschlechtliche usf.

V. tertius Arthur Meyer dürfte in bezug auf die hier erörterten Fragen dem V. aureus nahestehen. Selbstbefruchtung dürfte bei ihm nicht selten sein, wenn Arthur Meyers Angabe zutrifft, daß die Befruchtung anscheinend schon stattfindet, solange die Tochterkugeln noch in der Mutterkugel eingeschlossen sind.

Danach verlassen die Nachkommen ihre Eltern keineswegs bei allen Arten auf der gleichen Entwicklungsstufe. Auch andere Beobachter erwähnen das; z. B. konnte SHAW an den jungen Kugeln der Besseyosphaera noch keine Gonidien unterscheiden als sie austraten, während bei Campbellosphaera umgekehrt eine weitgehende Entwicklung derselben Zellen in den Eltern Platz greift; auch entwickeln sie sich im gleichen Individuum nicht gleichzeitig.

Die Keimung der Hypnozygoten erfolgt bisweilen nach ziemlich kurzer Zeit. Bei Pandorina wird nach PRINGSHEIM die Zygotenmembran einseitig gesprengt, ein bruchsackartiges Gebilde tritt heraus und in ihm befindet sich ein großer Schwärmer, der später seine Hülle verläßt (Fig. 153, *VIII, IX*). Gelegentlich werden auch zwei oder drei solcher Körper entwickelt. Diese Schwärmer teilen sich unter Vermittlung einer Tafel resp. eines Bechers in 16 Zellen, d. h. ganz so, als wenn eine vegtative Zelle zur Kugel wird. Eudorina verhält sich nach OTROKOFF durchaus ähnlich; auch hier tritt der ganze Zygoteninhalt in Gestalt eines großen Schwärmers aus, und nun teilt er sich nach dem bekannten Schema, genau wie es in den Fig. 159, *3*, *4* angegeben wurde.

Bei Volvox (KIRCHNER) liegt die Oospore eng umschlossen vom Endospor, während das Epispor weit absteht. Bei Beginn der Keimung vergrößert sich die Plasmamasse, das Endospor quillt stark und tritt nun aus dem aufreißenden Epispor heraus (Fig. 159, *6*). Somit liegt die Zelle jetzt da, von einem breiten Gallerthof umgeben, sie grenzt sich aber bald gegen die Gallerte des Endospors durch eine zarte Wand ab. Inzwischen sammelt sich an einer Stelle hyalines Plasma (*ve* Fig. 159, *6*), dieses bezeichnet das Vorderende; letzteres durchschneiden die beiden ersten miteinander gekreuzten Teilungsebenen (Fig. 159, *7*). Ihm folgen andere, welche die Oospore genau wie eine „Gonidie“ zerlegen. Unter Einkrümmung der ursprünglichen Platte entsteht eine junge Volvoxkugel, welche schließlich, nachdem ihre Farbe aus Rotbraun in Grün übergegangen, das noch immer vorhandene Endospor und die zarte Innenmembran durchbricht.

Die Vorgänge bei der Keimung von Volvox scheinen mir von Pandorina u. a. wohl herleitbar zu sein, wenn man annimmt, daß die Schwärmspore der Pandorina unterdrückt sei resp. in der Zygote stecken bleibe: dann muß sich die junge Kugel in dem Endospor direkt entwickeln. Diese Annahme wird durch das Auftreten hellen Plasmas (*ve* 159, *6*) an einer Seite der keimenden Oospore, das sonst kaum verständlich wäre, sehr wahrscheinlich gemacht.

Kerne und Geißeln der Volvocales.

Die Geißeln sind vielleicht überall Peitschengeißeln. Neuerdings hat das ENTZ wieder für Polytoma betont und für andere Formen sprachen wir schon auf S. 299 davon. Damit ergeben sich auch in dieser Richtung Anklänge an früher behandelte Flagellaten. Wie bei diesen ist jetzt auch in unserer Gruppe fast überall die Anheftung an Basalkörner festgestellt, jene Körper, die sonst vielfach als Blepharoplasten bezeichnet wurden (s. DANGEARD u. a.).

Bei den Polyblepharideen werden die Basalkörner ebenso wie die Geißeln auf die Tochterzellen verteilt, sie vermehren sich dann und lassen neue Geißeln neben den alten hervortreten (vgl. S. 204). In allen anderen Gruppen der Volvocales gehen die alten Basalkörner wahrscheinlich, die zugehörigen Geißeln (S. 211 u. 231) sicher, bei der Bildung der Tochterzellen verloren, und es erhebt sich nun die Frage, wie die neuen entstehen.

Entz und Hartmann glauben nachgewiesen zu haben, daß bei der Kernteilung ein Zentriol aus dem Kern austrete, an die Spitze der Zelle wandere und hier unter erneuter Teilung zu den Basalkörnern werde, welche dann die Geißeln produzieren. Das gilt für Polytoma und Eudorina. Andere Forscher konnten diese Angaben bislang nicht bestätigen. Sie lassen das Basalkorn sich aus dem Protoplasma herausdifferenzieren unter Hinweis auf andere Algengruppen, z. B. auf Derbesia (s. unten). Ganz sicher ist auch das nicht, und so muß man wohl erneute Prüfung fordern.

Die Basalkörner entsenden häufig einen oder mehrere Verbindungsfäden (Rhizofibrille, Rhizoplast) nach dem Kern, welche sich an ein Körnchen in der Peripherie des letzteren anlegen. Entz und seine Vorgänger, auch Hartmann sprechen dieses als ein Zentriol an, andere Forscher (s. Zimmermann) verhalten sich skeptisch, auch deswegen, weil diese Strukturen nicht selten vermißt werden. Das könnte freilich seinen Grund in der ungünstigen Lage der Zellen im Präparat haben, oder an unzureichender Behandlung liegen; diese spielt ohnehin in manchen Untersuchungen eine erhebliche Rolle. Ziemliche Einmütigkeit herrscht darüber, daß die gesamten Verbindungsfäden besonders in jugendlichen Zellen auftreten, in älteren durch ein kegelförmiges Bündel dünner Fasern abgelöst werden, das mit seiner breiteren Basis den Kern, mit seiner Spitze das Basalkorn berührt. Diese Struktur findet sich von der Dunaliella an (Fig. 139) bis zum Volvox. Auch sie wurde mehrfach vermißt. Bei Entz, Aragao und Zimmermann dürfte alle wesentliche Literatur darüber zu finden sein.

Der K e r n hat in unserer Gruppe ähnliche Schmerzen wie bei Conjugaten bereitet; auch deswegen, weil er sehr verschieden und nicht immer zweckmäßig mit Reagentien behandelt ist. Rein äußerlich ist meistens eine Kernmembran, ein wenig färbbarer Hof und ein Binnenkörper zu verzeichnen, welch letzterer bald Nukleolus, bald Karyosom usw. heißt. Am klarsten für den Botaniker liegen zur Zeit die Dinge bei Volvox. Diesen untersuchte Zimmermann und würdigte die Literatur. Grundsätzliche Abweichungen von den höheren Pflanzen wurden nicht gefunden. Die Chromosomen treten in dem hellen Hof außerhalb des Binnenkörpers in die Erscheinung, dieser ist noch vorhanden, wenn die Chromosomen schon zählbar sind. Reaktionen zeigen, daß er kein Nuklein enthält und daß er auch von dem sogenannten Nukleolus der Spirogyren (S. 93) ganz verschieden ist. Er schwindet und im Spindelstadium ist nichts mehr von ihm zu sehen. Da er immer schwerer färbbar wird, darf man wohl mit seiner Auflösung rechnen. Die Tochterkerne lassen auch nach der Ballung der Chromosomen zunächst noch keinen Binnenkörper erkennen, erst recht spät findet sich derselbe wieder ein. Zentriole fand Zimmermann bei Volvox nicht mit Sicherheit.

Mit dem Volvox harmoniert nach Dofleins etwas älteren Angaben einer der niedersten Vertreter dieser Gruppe, die Polytomella. Auch hier ist der Binnenkörper nicht an der Chromosomenbildung beteiligt.

Die Zentriole wurden von Doflein ebenfalls nicht gefunden. Bělař wieder gibt sie für Collodictyon an, und zeigt ebenfalls, daß der Binnenkörper mit den Chromosomen nicht das geringste zu tun hat. Damit kontrastieren nun stark die Angaben von Entz über Polytoma. Entz läßt den Binnenkörper einen erheblichen Anteil nehmen und behauptet, daß sich die Chromosomen in den Tochterkernen zum Binnenkörper zusammenballen. Die Angaben von Aragao, Jameson, Hartmann u. a. bewegen sich zum Teil auf der Mitte zwischen beiden Extremen, lassen vielleicht auch vermuten, daß Entz' Angaben eine andere Deutung zulassen. Sie alle führen mich zu der Vermutung, die ich schon auf S. 93 bezüglich des Conjugaten-

kernes aussprach. Das Chromatin drängt sich bald mehr, bald weniger zu einem in der Kernmitte liegenden Körper, bedeckt denselben völlig, dringt vielleicht sogar in ihn ein, läßt ihn aber auch im gegebenen Augenblick frei hervortreten. Das war geschrieben, als noch gerade bei Abschluß des Manuskripts die Arbeit von Bělař über Collodictyon in meine Hände kam. Nirgends wohl zeigt sich so deutlich, wie hier das Zusammenlagern des Chromatins mit dem Binnenkörper und dann wieder die völlige Trennung.

Nun fragt sich, was bedeutet eben jener mittlere Körper? Man möchte ihn dem Nucleolus der Conjugaten usw. gleichsetzen. Allein dort entschwindet er der Beobachtung, hier bleibt er meistens erhalten, und wo er wie bei Volvox vermißt wurde, könnte er wohl noch bei anderer Färbemethode gefunden werden.

Nach Doflein gehen bei Polytomella aus den Trümmern des Binnenkörpers hantelförmige Figuren hervor, welche den für Euglena beschriebenen (S. 49) außerordentlich ähneln und sich wie diese nach Durchschnürung auf die Tochterkerne verteilen. Auch bei Collodictyon wird die Masse durchgeschnürt, um in den jungen Zellen vom Chromatin bedeckt zu werden. Ob sie bei der Kernteilung eine aktive Rolle spiele, wie manche wollen, mag dahingestellt sein.

Die Chromosomenzahlen konnten in vielen Fällen einwandfrei festgestellt werden. Chlamydomonas, Chlorogonium und Eudorina haben deren 10 (Dangeard, Pascher, Hartmann), Volvox 12 (Zimmermann). Entz gibt für Polytoma 4, 8 und 16 an. Es handelt sich bei den niederen Zahlen wohl um Koppelungen, die auch von anderen Forschern erwähnt werden. Durch solche kommt wohl auch die von Doflein gefundene 5-Zahl bei Polytomella zustande. Ganz abweichend findet Wollenweber bei Sphaerella 32 Chromosomen. Das alles sind die haploiden Zahlen in den vegetativen Zellen und in den Gameten. Diploid sind naturgemäß die Zygoten, aber auch nur diese, denn alle Beobachter geben an, daß beim ersten Teilungsschritt der Zygote bereits wieder eine Reduktion Platz greift. Besonders bei Volvox tritt das nach Zimmermann klar zutage.

Verwandtschaften.

Sind Conjugaten, Diatomeen usw. phylogenetische Schmerzenskinder, so gestaltet sich die Frage nach den Beziehungen der Volvocinen untereinander sowie zu anderen Stämmen relativ einfach.

Die niedrigsten Volvocinen sind sicher die Polyblepharideen; sie sind noch typische Flagellaten, darauf weisen die metabolischen Bewegungen, die Längsteilung und der Mangel an Sexualität unweigerlich hin; aber welchen anderen Flagellaten sie zu nähern seien, ist weniger klar. Die becherförmigen, mit Pyrenoid und Stärke begabten Chromatophoren fast aller Volvocinen verbieten eine direkte Verbindung mit den Chloro- und Chrysomonaden. Eher wäre an Cryptomonaden zu denken, und die Möglichkeit, durch Cyanomonas die Verbindung herzustellen, oder doch beide in einer gemeinsamen Urform wurzeln zu lassen, wäre vielleicht vorhanden.

Der Hauptstamm führt zunächst empor zu Dunaliella. Die Hautlosigkeit erinnert an Polyblepharis, die Sexualität leitet hinüber zu den behäuteten Chlamydomonaden (Carteria, Chlamydomonas, Sphaerella u. a.), und man kann zweifeln, ob man Dunaliella noch zu den Polyblepharideen oder schon zu den Chlamydomonaden zählen solle. Innerhalb dieser Familie ist ein unverkennbarer Aufstieg von der Isogamie zur Oogamie zu verzeichnen.

Farblose Formen bilden Nebenglieder (Polytoma) und eine Nebenreihe stellen auch wohl die Phacotaceen dar.

Höher entwickelt in der Hauptreihe sind Spondylomorum und Stephanosphaera, im Gegensatz zu früher, aber in Übereinstimmung mit Cavers u. a. habe ich diese Formen, die zum ersten Male eine Vereinigung mehrerer Zellen nach bestimmten Gesetzen vor Augen führen, zu den Chlamydomonadazeen gezählt. Mancher wird dem nicht zustimmen. Immerhin bilden sie einen Hinweis auf die Volvocazeen.

Nach Ausscheidung der Stephanosphaera und des Spondylomorum erscheint die Familie der Volvocaceae einheitlicher, sie ist durch das Jugendstadium gleichmäßig für alle Gattungen gekennzeichnet. Gonium ist die einfachste Form. Die hier noch lose zusammengekuppelten Zellen treten bei den anderen Gattungen in immer festeren Verband, und daneben vollzieht sich eine Arbeitsteilung in den Zellen der Scheinkugel. Bei Eudorina noch fehlend wird sie bei Pleodorina angedeutet, bei Volvox aber zu großer Vollkommenheit gebracht durch Trennung in somatische und generative Zellen. Nebenher geht ein Aufstieg von der Isogamie zur ausgeprägtesten Oogamie, und endlich werden die Fortpflanzungszellen auf eine Hälfte der Scheinkugel konzentriert, sie sammeln sich um den generativen (oralen) Pol und lassen den trophischen oder sensitiven (aboralen) frei. Durchgeführt ist überall neben der geschlechtlichen eine ungeschlechtliche Fortpflanzung, die dann bei Volvox besonders auffallend wird, weil die Mutterzellen der ungeschlechtlich erzeugten Individuen schon sehr zeitig als besonders hervorstechende Zellen in die Erscheinung treten. Diese Parthenogonidien sprechen Bütschli u. a. als parthenogenetisch sich entwickelnde Eier an, vergleichbar denen der Daphniden und der Blattläuse. Für diese Erklärung spricht der Umstand, daß aus den Zygoten wie aus den erwähnten Zellen junge Pflanzen unter genau den gleichen Formalitäten hervorgehen. Der Botaniker wird die Sache aber doch vielleicht etwas anders fassen. Noch des öfteren wird zu betonen sein, daß bei den niedersten Gliedern einer Reihe nur eine Art der Fortpflanzung gegeben ist, nämlich durch Zoosporen (Chlamydoblepharideae), dann folgt eine Differenzierung in Zoosporen und Isogameten und endlich eine Gliederung dieser in Spermatozoiden und Eier. Die Mutterzellen aller dieser Gebilde sind aber doch gewiß homolog — und das gilt natürlich auch für die Parthenogonidien, die Antheridien und die Eizellen von Volvox. Ob diese Auffassung so übermäßig weit von der zoologischen abweicht, lasse ich dahingestellt. Natürlich ist über die Wertigkeit der Kolonien, der Spermatozoidenbündel usw. noch manches geschrieben worden. Ich glaube aber, daß eine Erörterung alles dessen uns über die Tatbestände nicht weiter aufklärt.

Polyblepharis muß man als typischen Flagellaten bezeichnen, aber ich habe kein Bedenken, Volvox unter allen Umständen eine Alge zu nennen (vgl. Maupas u. a.), trotz des Einwandes der Zoologen, daß Volvox dauernd beweglich sei. Das halte ich für nebensächlich. Schwerer wiegt die Tatsache, daß heute wohl für alle Gattungen der Volvocales ausschließlich Längsteilungen oder Modifikationen derselben bei der Vermehrung der Zellen festgestellt sind. Das hielt Klebs für ein Merkzeichen der Flagellaten, während typische Algen Querteilungen erfahren sollten. Ich glaube aber, das ist nicht durchschlagend. Wichtig dagegen ist mir, daß eine Fortpflanzung besteht, die speziell in ihrer sexuellen Seite, diejenige von Oedogonium, Coleochaete, Vaucheria, Fucus u. a. fast kopiert. Wo finden sich bei Flagellaten solche Dinge? Damit ist aber gesagt, daß in den Volvocales eine Reihe vorliege, die zwar mit den Flagellaten beginnt, aber doch über

deren Niveau emportaucht in die Region der Algen. Freilich, wie Ebbe und Flut wechseln, so wechseln auch die Meinungen über die Marke, welche man anbringen müsse, um Flagellaten und Algen zu scheiden.

Will man aber bei den Volvocinen absolut einen Strich ziehen, der Flagellaten und Algen „unweigerlich" trennt, dann würde ich persönlich empfehlen, die Polyblepharideen noch Flagellaten, die Chlamydomonaden aber schon Algen zu nennen, weil bei diesen letzteren eine Sexualität vorhanden ist, wie wir sie sonst bei Flagellaten nicht kennen.

Ganz ähnlich wie die eben behandelte Frage gestaltet sich diejenige nach Kolonie und Individuum. Die lose verketteten Formen wie Spondylomorum, Chlorodendron, vielleicht auch Tetraspora (s. unten) würde ich wohl noch Kolonie nennen, wo aber die Entwicklung zu einem Zellenstaat (vgl. GOEBEL) fortschritt wie bei Volvox, liegt ein Individuum vor; das um so mehr, als mit der Arbeitsteilung auch eine Verkettung durch Plasmastränge und eine Polarität erzielt ist. Ich glaube, BÜTSCHLI hat recht, wenn er sagt, Volvox sei so wenig eine Kolonie wie eine Gastrula oder eine Blastula, und ich weise noch auf Oedogonium bzw. Fucus hin. Wird man diese eine Kolonie nennen? Eine eingehende Erörterung der ganzen Frage, die wohl nur zu AL. BRAUNS Zeiten eine brennende war, liegt nicht in unserem Plane. Nicht wenige Untersucher des Volvox sind der Versuchung unterlegen, sie zu behandeln, bei ihnen (z. B. KLEIN, KOFOID u. a.) mag man nachlesen.

5. Festsitzende Volvocales.

Von den Polyblepharideen und Chlamydomonaden leitet sich eine Anzahl von Gattungen her, welche zwar den Bau der Zellen beibehalten haben, wie er diesen Gruppen eigen ist, welche aber während der Hauptzeit ihres Lebens auf Beweglichkeit verzichtete. Wir fassen diese hier zusammen, ohne damit behaupten zu wollen, daß sie einheitlichen Ursprungs seien.

a) **Chlorodendraceae.**

Das sind eigenartige Formen, die ihre Zellen zu bäumchen- oder bauchförmigen Kolonien vereinigen. Chlorodendron (SENN), die von ihrem Entdecker, DAVIS, als Euglenopsis bezeichnet wurde, mag den Typus abgeben. Die Pflanze erinnert entfernt an Dinobryon und seine Verwandten (S. 12), wohl auch an Mischococcus (S. 26). Verzweigte hyaline Stiele, welche durch Querwände gekammert sind, beherbergen an ihrem Ende lebende Zellen. Diese können in Form von Schwärmern ausschlüpfen, welche vier Geißeln am abgeflachten Vorderende (Fig. 160, *2*) tragen. Ein großer Augenfleck *(a)* sitzt in ruhenden wie in beweglichen Zellen dem Chromatophor auf; dieses ist band- oder wohl meist becherförmig, dabei netzig durchbrochen; es produziert Stärke und ist rein grün oder schwach bläulich.

Die Schwärmer heften sich nach einiger Zeit der Bewegung mit dem Vorderende fest und umgeben sich mit einer ziemlich dünnen, aber elastischen Membran, welche zwar keine Zellulosereaktion gibt, aber doch wohl diesem Körper nahe steht. Nun wächst die Zelle in die Länge; dabei bleibt das Plasma stets am oberen Ende derselben, das untere ist völlig durchsichtig und leer (Fig. 160, *3*). Ist dieser Prozeß hinreichend vorgeschritten, dann wird die leere Hälfte durch eine nach unten gebogene Wand abgeschnitten (Fig. 160, *4*). Der Vorgang kann sich mehrfach wiederholen, dadurch entsteht dann ein längerer Faden; es kommt aber auch häufig vor, daß rasch

hintereinander Querwände gebildet werden, welche dann nahe beisammen liegen (Fig. 160, *5*, *1*).

Die Verzweigung eines Fadens beginnt mit der Teilung einer grünen Endzelle, die Teilungswand ist schräg gerichtet (Fig. 160, *5*). Die Tochterzellen wachsen jede einzeln auf farbloser Basis aus, wie aus Fig. 160, *6*, *7* leicht ersichtlich. Die Einzelzellen gleichen der Polyblepharis und deren Verwandten. Die Längsteilungen sowie das ständige Vorhandensein eines Augenfleckes selbst an den ruhenden Zellen, läßt schon auf „eingesperrte" Flagellaten schließen, welche hier wie in vielen anderen Fällen das Mundende nach abwärts kehren.

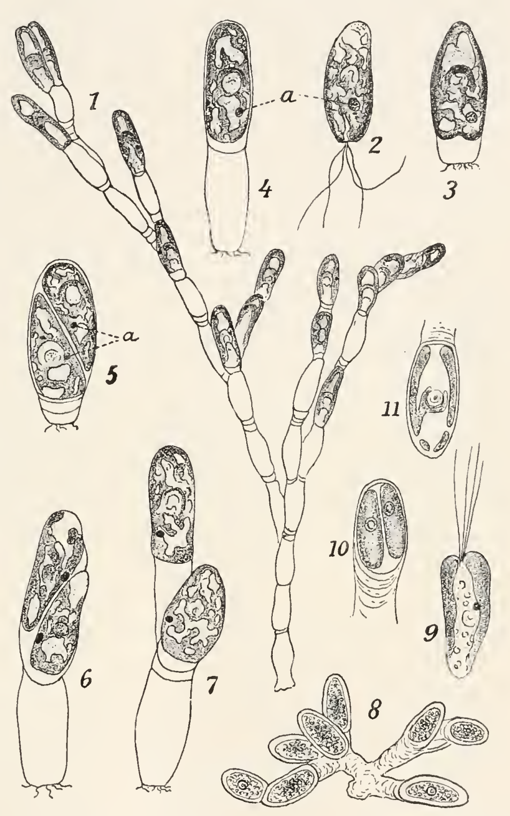


Fig. 160. *1—7 Chlorodendron subsalsum* n. DAVIS. Habitus, Schwärmerbildung und Verzweigung der Kolonie. *8—11 Prasinocladus* n. KUCKUCK.

KUCKUCKS Prasinocladus ist ein Seitenstück zu Hydrurus. Grüne Zellen sitzen — wieder mit dem Vorderende nach unten gerichtet — festen Gallertstielen auf (Fig. 160, *8*), lösen sich aber leicht und häufig von diesen los, um nach einiger Bewegung mit dem Mundende festzukommen und dann neue Stöcke zu erzeugen. Die isolierten Zellen haben den Bau einer Carteria (wie aus Fig. 160, *9* hervorgeht [s. a. DANGEARD]).Längsteilungen verlaufen wie bei Chlorodendron.

Ecballocystis setzt (BOHLIN, YENDO, SETCHELL und GARDNER) seine Polyblepharis-oder Dunaliella-ähnlichen Zellen wieder auf verzweigte Gallertstiele (Fig. 162, *1*), diese aber schließen dicht und in großen Massen zu einem Gallertpolster von erheblicher Größe zusammen (Fig. 161, *2*).

BORZÌS Physocytium, STEINS Chlorangium (von CIENKOWSKI untersucht) gehören auch in diese Gemeinschaft.

Geschlechtsvorgänge sind nirgends bekannt.

Ein Seitenstück zu diesen Gattungen bilden die Euglenaceen Colacium calvum, C. arbuscula Stein usw., auch sie sitzen mit dem Mundende

nach unten gekehrt. Daraus ergibt sich, daß Koloniebildungen der skizzierten Art in verschiedenen Verwandtschaftskreisen auftreten können und deshalb

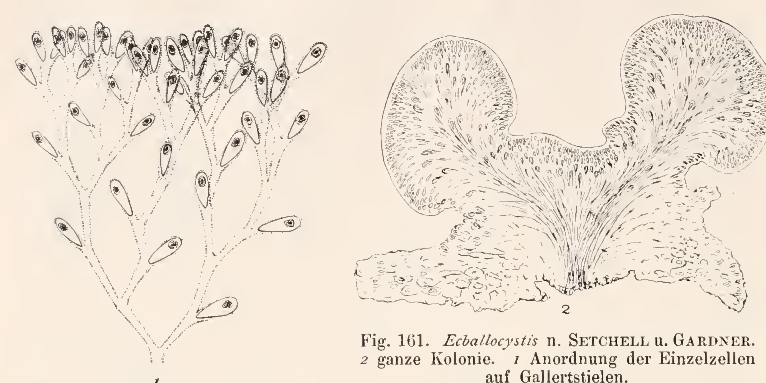


Fig. 161. *Ecballocystis* n. SETCHELL u. GARDNER. *2* ganze Kolonie. *1* Anordnung der Einzelzellen auf Gallertstielen.

bin ich keineswegs sicher, ob spätere Forschung die oben erwähnten Gattungen beisammen lassen wird. Erweist sich der Zellenbau dem von Polyblepharis oder Chlamydomonas als vollends ähnlich, so wird man sie vielleicht diesen beiordnen, ergeben sich stärkere Unterschiede, so müssen Trennungen vorgenommen werden.

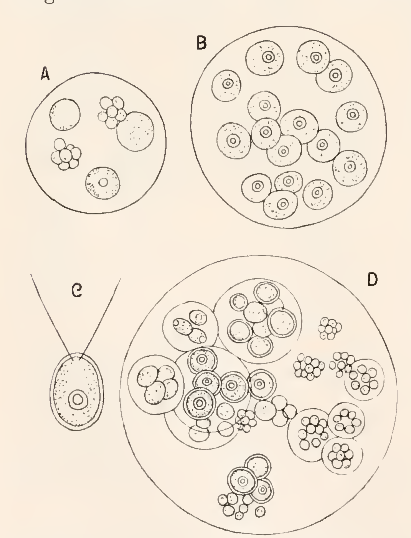


Fig. 162. *Gloeococcus Schroeteri (Sphaerocystis Chod.)* n. CHODAT. *A* Kolonie mit einzelnen Zellen in Teilung. *B* Kolonie in der üblichen Form. *C* Isolierte, bewegliche Zelle. *D* Kolonie mit Dauerzellen.

β) Tetrasporaceae.

Die in der Überschrift genannte Familie fasse ich mit KLEBS, CORRENS u. a. etwas anders als WILLE. Sie in ihrer Gesamtheit als Palmellaceae zu bezeichnen wie CHODAT will, liegt kaum ein Grund vor, dagegen kann man sie unschwer in Palmelleae und Tetrasporeae als Untergruppen gliedern. Letztere haben Gallertgeißeln, erstere nicht.

Es handelt sich bei den Tetrasporaceen zum weitaus größten Teil um Süßwasserbewohner, welche an ruhigen Orten der Tümpel, Seen usw., zum Teil über die ganze Erde verbreitet sind. Einige gehören dem Plankton an, andere sind festgeheftet.

Palmelleae.

Schon bei den Chlamydomonaden hatten wir in Chlamydomonas Kleinii eine Art mit reichlicher Gallertbildung und Neigung zum Verlust der Geißeln erwähnt. An diese schließt wohl Palmella miniata Leibl. nach CHODATs Unter-

suchungen an. Es handelt sich um unregelmäßige Gallertmassen, welche grüne Zellen einschließen; diese vermehren sich durch Teilung nach verschiedenen Richtungen. Jede Zelle kann als Makrozoospore die Gallerte verlassen und gleicht dann völlig einer Chlamydomonas; außerdem können Mikrozoosporen durch wiederholte Teilung einer Zelle entstehen, und endlich werden Gameten angegeben.

SCHERFFELS Asterococcus, mit schönem Sternchromatophor, gehört gewiß hierher, und ebenso Sphaerocystis (Gloeococcus), die WILLE noch zu den Chlamydomonaden rechnet, während sie CHODAT, BRUNNTHALER u. a. wohl mit Recht an diese Stelle setzen (Fig. 162). Die Alge ist insofern weiter vorgeschritten, als sie ziemlich regelmäßig umgrenzte Gallertmassen bildet. Die Fortpflanzung geschieht fast ganz wie bei Palmella miniata. Makro- und Mikrozoosporen werden gebildet usw. Daneben sind Dauerzellen bekannt, in welche fast jedes Element der Alge übergehen kann.

Auf Grund der Befunde von ARTARI und GERNECK wird wohl auch Gloeocystis eine gewisse Ruhe finden, nachdem die Gattung gleichsam ruhelos umherirrte. Viele Entwicklungsstufen anderer Algen (Chlamydomonas, Ulothrix, Stigeoclonium) sind ihr zugeschrieben worden, die ihr nicht eigen sind, aber in der Kultur erwiesen sich gewisse Arten doch als konstant.

Die Zellen haben das Glockenchromatophor mit Pyrenoid usw. Die Innenschicht der Wandung ist dünn, die Außenschicht quillt stark. Die Teilungen erfolgen nach allen drei Richtungen des Raumes, und, da die Mutterzellhäute erhalten bleiben, kommen die bekannten Einschachtelungen zum Vorschein.

Ganz wie bei Chlamydomonas kann jede ruhende Zelle direkt zu einem Schwärmer werden. Dauerzellen werden gebildet, indem die Gallerte schwindet und die Zellen sich mit Reservestoffen füllen. Aus ihnen gehen kleine Zoosporen hervor, die man gern als Gameten ansprechen möchte. Außerdem sah GERNECK in den Ruhezellen etwas größere Zellen entstehen, die unbeweglich blieben und sich zu normalen Gloeocystis entwickelten. Nicht alle von GERNECK beschriebenen Arten verhalten sich gleich, sie müssen wohl weiter geprüft werden, ebenso GAYS Gloeocystis areolata.

Chlorosphaereae.

Ich folge verschiedenen Forschern, wenn ich die Chlorosphaera, welche KLEBS entdeckte, hierher bringe, obwohl ich Zweifel nicht ganz unterdrücken kann. Die Alge stellt kugelige Zellen dar, welche sich durch Zweiteilung vermehren; sie bleiben nur lose durch Gallerte vereinigt oder aber sie stellen gelegentlich wenigzellige fadenähnliche Komplexe dar, welche an einfache Ulotrichales erinnern. Daran schließt man dann gern Planophila (Chlorotetras) und Chlorosarcina. Die Zellen teilen sich nach zwei oder bei Chlorosarcina nach drei Richtungen des Raumes, und dadurch erinnert die letztere Gattung stark an Sarcina, auch dadurch, daß die Zellen wie bei dieser zusammenhaften. Chromatophor wie üblich.

Aus jeder Zelle können meist vier Zoosporen gebildet werden, welche sich alsbald zu neuen Zellen entwickeln, daneben kamen bei Chlorosarcina Mikrozoosporen zur Beobachtung (Gameten?). Eine Neigung zur Bildung von Aplanosporen ist besonders bei Chlorosarcina vorhanden. Bei Wassermangel oder unter sonstig ungünstigen Bedingungen kann sich fast jede vegetative Zelle zur Dauerzelle umbilden, die dann später, z. B. bei Planophila wieder Zoosporen bildet (GERNECK).

Tetrasporeae.

An den Anfang dieser Reihe muß man nach SCHERFFELS Untersuchungen nunmehr wohl Schizochlamys gelatinosa stellen. Die Zellen liegen in Haufen beisammen, eingebettet in eine voluminöse Gallertmasse. Sie besitzen



eine feste Haut, innerhalb derselben folgt eine helle, wohl mit Gallerte gefüllte Zone (Fig. 163, *1*) und in dieser erst liegt der Zelleib. Derselbe ist am Vorderende etwas bohnenförmig, eingedrückt, und führt hier zwei pulsierende Vakuolen (*cv*). Ihnen gegenüber liegt am Hinterende das aus zahlreichen Plättchen aufgebaute Chromatophor mit einem Pyrenoid. Kern an der üblichen Stelle. Vom Vorderende der Zelle gehen ziemlich viele Fortsätze (Fig. 163, *1*) aus, welche mit einem Knöpfchen endigen. Ob sie aus Protoplasma bestehen, konnte SCHERFFEL nicht sicher feststellen; jedenfalls liegen sie unbeweglich in der umgebenden Gallertmasse. Die Fortpflanzung erfolgt (Fig. 163, *2*) durch Zoosporen, welche zu vier oder acht in der Mutterzelle entstehen und dann zu neuen runden Zellen mit Fäden werden. Bei der Schwärmerbildung wird die Zellhaut in vier Teile regelmäßig zersprengt. Geschlechtliche Fortpflanzung wurde nicht wahrgenommen, wohl aber ist vielfach beschrieben worden, wie die vegetativen Zellen unter Wachstum die harte Außenhaut sprengen (Fig. 163, *3*). Dabei kann eine Zellteilung unterbleiben, häufig aber zerfällt die Masse in zwei oder vier kugelige unbewegliche Zellen, die wieder zu normalen Schizochlamys werden (Fig. 163, 4). Man kann sie vielleicht als Aplanosporen ansprechen.

Apiocystis Brauniana, von NÄGELI, MOORE und besonders CORRENS studiert, mag man hier anschließen.

Birnförmige Kolonien sitzen mit ihrem verschmälerten Grunde dem Substrat an. Die Festheftung erfolgt durch eine sehr widerstandsfähige Kittmasse, welche sich schei-

Fig. 163. *Schizochlamys gelatinosa* n. AL. BRAUN u. SCHERFFEL. *1* Vegetative Zelle. *2* Schwärmerbildung. *3*, *4* Häutung und Aplanosporenbildung. *cv* Vakuolen, *p* Plasma.

benförmig ausbreitet; dieselbe ist weder in Schwefelsäure, noch in Kalilauge löslich.

Die „Birne" (Fig. 164, *2*) besteht aus sehr weicher Gallerte, welche aber außen von einer scharf abgegrenzten derberen, mehr oder weniger dicken Schicht umgeben wird. Die grünen Zellen liegen der äußeren Gallertschicht innen an; sie vermehren sich durch Teilung nach verschiedenen Richtungen des Raumes, die Tochterzellen rücken aber immer wieder an die äußere Gallertschicht vor, falls sie ursprünglich weiter einwärts lagen.

Die Gallerte als solche wächst in dem Maße, als sich die grünen Zellen vermehren, und Correns sucht darzutun, daß dies durch Intussuszeption im Sinne Nägelis erfolgen müsse.

Die einzelnen Zellen haben ganz den Chlamydomonadenhabitus: ein becherförmiges Chromatophor mit einem Pyrenoid, Kern in der Mitte, Vakuolen vorn. Ob letztere pulsieren, ist nicht ganz sicher.

Das interessanteste ist nun, daß nach Correns jede Zelle ein Paar von Pseudocilien ausstreckt (Fig. 164, *4*, *5*). Dieselben sind unbeweglich und besitzen einen zentralen Plasmafaden, welcher von Gallerte umgeben wird. Der Plasmafaden (Fig. 164, *4*, *5*) geht vom Zellleib aus, durchsetzt die derbe Gallerthülle und erhält gewöhnlich erst beim Durchtritt durch diese die Scheide (Fig. 164, *5*). Wenn die Zellen sich teilen, haben sie zunächst nur eine Pseudocilie, die zweite aber wird neu gebildet und muß nach Correns die Gallerthülle durchwachsen. Diese Pseudocilien, oder besser wohl Gallerthaare, dürften den Haaren mancher Chaetophoreen nahe stehen, mit den echten Cilien haben sie kaum etwas zu tun.

Fig. 164. *Apiocystis Brauniana* Naeg. n. Nägeli u. Correns. *1*—*2* jüngere und ältere Kolonien. *3* Stück der Gallertwand mit grünen Zellen und Pseudocilien. *4* junge Kolonie mit Pseudocilien. *5* Stück der Gallertwand, durchsetzt von einer Pseudocilie; rechts innen, links außen.

Tetraspora lubrica fand Reinke zunächst in Form von hohlen Gallertschläuchen (Enteromorphen entfernt vergleichbar) am Grunde der Gewässer festgewachsen. Später aber steigen diese Gebilde an die Wasseroberfläche empor, um unregelmäßige Klumpen darzustellen; andere Arten verhalten sich ähnlich.

In eine leicht bewegliche Schleimmasse sind grüne Zellen, bei jüngeren Kolonien in einer, bei älteren in mehreren Schichten eingelagert; es ist also eine erhebliche Ähnlichkeit mit Chromulina mucicola (S. 7) oder Chlorosaccus (S. 25) vorhanden. Die grünen Zellen gleichen denen von Apiocystis (Fig. 164, *1*) auch darin, daß sie Pseudocilien besitzen; das sind nach Schröder, der dieselben neuerdings studierte, nachdem schon Thuret, Correns u. a. Angaben darüber

gemacht, Plasmafäden (Fig. 165, *3*), welche, vom Zellenleibe ausgehend, die ganze Hüllgallerte, die hier sehr mächtig ist, durchsetzen. Über die Gallerte treten sie aber nicht hervor und außerdem haben sie keine Spezialscheiden wie die von Apiocystis.

Die Teilungen der Tetrasporazellen erfolgen der Länge nach (Fig. 165, *1*, *2*); da immer deren zwei kurz aufeinander folgen, pflegen die grünen Zellen zu viert beisammen zu liegen. Über die Kerne s. Mc. Allister.

Nahe verwandt mit der Tetraspora ist Chodats Stapfia; sie unterscheidet sich nur durch relativ feste, nicht hohle Gallertzylinder von der ersteren. Willes Pseudotetraspora bedarf wohl weiterer Klärung.

Die Vermehrung geschieht in den soeben geschilderten Gattungen durch Zoosporen, und zwar ist leicht ersichtlich, daß die gewöhnlichen vegetativen Zellen aus der Gallerte, in nichts verändert, ausschlüpfen, nur haben sie zwei



Fig. 165. *Tetraspora* n. Reinke u. Chodat. *1*, *2* Gallerte mit eingelagerten Zellen, zum Teil in Teilung. *3* Thallusquerschnitt mit grünen Zellen und Pseudocilien. *4* schwärmende Einzelzelle.

Cilien entwickelt (Fig. 165, *4*). Diese entstehen schon in der Gallerte, und Correns weist nach, daß ihre Entwicklung ganz unabhängig von den Pseudocilien erfolgt. Die Zoosporen gleichen also in ihrem Aufbau wiederum denjenigen von Chlamydomonaden.

Die Zoospore setzt sich bei Apiocystis bald fest und scheidet Gallerte aus, die sofort birnförmige Gestalt hat (Fig. 164, *1*), dann entsteht direkt eine neue Blase.

Moore gibt für Apiocystis noch an, daß die Zoosporen, zu mehreren vereinigt, als Schwärmerkolonie aus der Mutterpflanze austreten und dann einer jungen Familie den Ursprung geben können.

Die Zoosporen der Tetraspora schwärmen oft mehrere Tage; nach dem Festsetzen teilt sich die Zelle tetraedrisch und dann entsteht durch weitere Zerlegung einer Hohlkugel als erste Anlage des Thallus resp. der Kolonie. Viel-

fach aber liegen die Teilungsprodukte der Zoospore in einer Ebene, und dann entsteht sofort eine flächenförmige Thallusanlage. Schließlich kommen nach REINKE die Zoosporen oft so nahe beisammen zur Ruhe, daß sofort eine neue unentwirrbare Gallertmasse resultiert.

Die Zoosporen der beiden Gattungen brauchen aber offenbar nicht direkt wieder zu neuen Normalkolonien heranzuwachsen. Besonders für Tetraspora gibt GAY an, daß dieselben nach Verlust der Geißeln durch wiederholte Teilung zu unregelmäßigen Haufen — palmelloiden Stadien — werden können. Diese „Palmellen" umgeben sich dann eventuell mit derber Membran und stellen Dauerzellen dar; in solche können aber auch die schwärmenden Zellen sich direkt umwandeln. Die Keimung der Dauerzellen ist noch unklar.

Geschlechtliche Fortpflanzung ist durch REINKE für Tetraspora sichergestellt. Die vegetativen Zellen liefern durch wiederholte Teilung acht „Mikrozoosporen" (Fig. 165, *2*); sie erweisen sich durch isogame Kopulation als Gameten. Die aus ihnen resultierende Zygote ist sofort keimfähig, doch ist kaum ausgeschlossen, daß sie sich zur Hypnozygote entwickele.

Für Apiocystis gibt CORRENS Mikrozoosporen an und MOORE spricht von Kopulation. Danach liegen die Dinge hier so wie bei Tetraspora.

Wenn auch noch mancherlei Zweifel nicht behoben sind, muß man doch wohl die Gattung Botryococcus zu den Tetrasporaceen rechnen. CHODAT, LANKESTER, LEMMERMANN, CARLSON, BOHLIN, KLEBS haben dieselbe bearbeitet. Ich versuche aus manchen Widersprüchen und Unklarheiten das richtige herauszuschälen. Botryococcus terricola (Klebs) lebt auf feuchtem Boden, Botryococcus Braunii Kütz. kommt in zahlreichen Süßwasserseen so massenhaft und häufig vor, daß ich schon deswegen nicht mit Schweigen über sie hinweggehen kann, wenn das auch sonst vielleicht gerechtfertigt wäre. Ob B. Braunii und B. terricola wirklich zusammen gehören, bezweifelt schon KLEBS. LEMMERMANNS Botryodictyon ist nach CARLSON dasselbe wie B. Braunii. Die Alge erhielt ihren Namen, weil die grünen Zellen durch Gallerte zu traubigen Haufen vereinigt sind. Die Gallerte wird an älteren Exemplaren oft braungefärbt. Die birnförmigen Zellen annähernd radiär geordnet, zeigen mit ihrem Vorderende gegen das Zentrum der ganzen Masse; größere Kolonien haben mehrere Zentren, von welchen die Zellen gleichsam ausstrahlen. Diese haben jedenfalls bei B. Braunii eine ziemlich dicke Eigenhülle, und daran dürften die Gallertborsten inseriert sein, welche CARLSON nachwies. Letztere finden sich in Mehrzahl an den nach auswärts gekehrten Zellenden. Die so geformten Elemente verbindet dann eine gemeinsame Gallertmasse zu den vorerwähnten Kolonien; sie dürfte auch nicht ohne Struktur sein.

Die grünen Zellen haben ein mantelförmiges Chromatophor, ohne Pyrenoid, rotgelbes Öl wird oft massenhaft gespeichert. Durch Längsteilungen vermehren sie sich und werden dann durch dazwischen ausgeschiedene Gallertmassen getrennt. Werden die Kolonien zu groß, so zerfallen sie in verschieden große Klumpen. Aus ihnen vermögen die grünen Zellen auszuschlüpfen und mit Geißeln, die nach KLEBS schon sehr zeitig entstehen, begabt, das Weite zu suchen. Sie gründen einen neuen Stock. Für B. terricola werden von KLEBS Gameten angegeben, welche aus kleineren, roten Zellen hervorgehen.

Ob die Palmelleae und die Tetrasporeae wirklich so eng zusammen gehören, daß man sie in eine Familie bringen muß, wage ich nicht ganz zu entscheiden; sie sind ja offensichtlich durch die Gallertgeißeln scharf voneinander geschieden. Wohl sicher ist, daß sie beide auf Chlamydomonaden zurückgehen; ob sie aber an genau der gleichen Stelle ihre Wurzel haben, ist wiederum unsicher. Ein Seitenstück finden sie in Chlorosaccus und Hydrurus.

Literatur.

ALLISTER, MC., Nuclear Division in Tetraspora lubrica. Ann. of. Bot. 1912. **27**, 681.
ARAGAO, H. de Beaurepaire. Untersuchungen über Polytomella agilis n. g. n. sp. Memorias do Istituto Oswaldo Cruz. 1910. **2**, 42.
ARTARI, AL., Untersuchungen über Entwicklung und Systematik einiger Protococcoideen. Diss. Basel 1892.
—, Zur Physiologie der Chlamydomonaden. 1. Versuche und Beobachtungen an Chlam. Ehrenbergii und verwandten Formen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1913. **52**, 410. 2. Einige neue Versuche und Beobachtungen. Ebenda 1914. **53**, 527.
BĚLAR, KARL., Protozoenstudien III. Archiv f. Protistenkunde 1921. **43**, 431.
BESSEY, CH. E., Te structure and classification of the the lower green Algae. Transact. amer. micr. soc. 1905. **24**, 121.
BLOCHMANN, F., Über eine neue Haematococcusart. Heidelberg 1896. Habilitationsschrift.
BOHLIN, K., Zur Morphologie und Biologie einzelliger Algen. Öfversigt af Kgl. Vetensk. Akad. Förhandlingar 1897, S. 507. (Nr. 9.)
—, Die Algen der ersten Regnellschen Expedition. I. Protococcoideen. Bihg. till k. sv. Vet. Akad. Handlingar 1897. **27**, 3. Nr. 7.
BORZÌ, A., Studi algologici I. Messina 1883.
BRAUN, AL., Bemerkungen zu Cohns Schrift über Volvox. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin. Bot. Z. 1875, S. 190.
—, Über einige Volvocineen. S.-Ber. d. Berl. Ges. naturf. Freunde. Bot. Z. 1875, S. 189.
BUDER, J., Zur Kenntnis der phototaktischen Richtungsbewegungen. Pringsh. Jahrb. 1917. **58**, 105.
BÜTSCHLI, Protozoa. Bronns Klassen u. Ordn. d. Tierreichs. **1**.
CARLSON, G. W. F., Über Botryodictyon elegans Lemm, usw. Bot. studiee tillägnede F. R. Kjellman. Upsala 1906.
CARTER, H. J. On Fecundation in Eudorina elegans and Cryptoglena. Ann. and Magazine of nat. hist. 1858. 3 sér. **2**, 237.
—, On Fecundation in the two Volvoces ad their specific. Differences. Dass. 1859.
CAVARA, F., Alcune osservationi sulla Dunaliella salina. Rendic. Accad. Napoli 1906. 3. sér. **12**, 431.
CHATTON, ED. Pleodorina californica à Banyuls-s.-mer. Son cycle evolutif et sa signification phylogénique. Bull. scientif. de la France et de la Belgique 1910. **44**, 309.
CHODAT, R., Matériaux pour servir à l'histoire des Protococcoidées. Bull. de l' herb. Boiss. 1894. **2**, 585.
—, Études de Biologie lacustre. Bull. herb. Boiss. 1897. **5**, 292.
—, Algues vertes de la Suisse. Berne 1902.
—, Sur l'isogamie, l'hétérogamie, la conjugation et la superfétation chez une algue verte. Arch. Sc. phys. et natur. Pér. 4, 1916. **41**, 155—157.
CIENKOWSKI, Über Palmellaceen und einige Flagellaten. Arch. f. mikr. Anatomie 1870.
—, Über einige chlorophyllhaltige Gloeocapsen. Bot. Z. 1865. **23**, 21. **6**, 421.
COHN, F., Nachträge zur Naturgeschichte des Protococcus pluvialis Kütz. Nova acta Leop.-Carol. 1850, **22**, 2, S. 607.
—, Über eine neue Gattung aus der Familie der Volvocineen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1853. **4**.
—, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der mikroskop. Algen und Pilze. Nova acta Leop.-Carol. 1854. **24**, 1, S. 101.
—, Die Entwicklungsgeschichte der Gattung Volvox. Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1875. **3**, 93.
—, Bemerkungen über die Organisation einiger Schwärmzellen. Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1877. **2**, 101.
—, u. WICHURA, Über Stephanosphaera pluvialis. Nova acta Leop.-Carol. 1857. **26**, 1. Nachtrag.
CONRAD, W., Obervations sur Eudorina elegans Ehrenbg. Rec. inst. bot. Brux. 1913. **9**, 321—346.
CORRENS, C, Über Apiocystis Brauniana Näg. Zimmermanns Beitr. z. Pflanzenzelle **3**, 241.
CAVERS, F., Recent work on Flagellata and primitive Algae. The new Phytologist. 1913. **12**.
CROW, W. BERNARD, The classification of some colonial Chlamydomonads. New Phytologist 1918, **17**, 151.
DANGEARD, P. A., Mémoire sur les Algues. Le Botaniste 1889. **1**, 127.
—, Mémoire sur les Chamydomonadinées ou histoire d'une cellule et théorie de la sexualité. Le Botaniste 1898. **6**, 65.
—, Étude sur la structure de la cellule et ses fonctions. Le Polytoma uvella. Le Botaniste 1901. **8**, 1.

Dangeard, P. A., Recherches sur les algues inférieures Ann. des sc. nat. 7 sér. **7**, 18.
—, Note sur la formation des anthérozoides dans l'Eudorina elegans. Bull. soc. Linn. Normand. 1888. 4 sér. **2**, 124.
—, Sur deux organismes inférieures rencontrées au Laboratoire de Roscoff. C. r. 1910 **151**, 765.
Davis, Euglenopsis; a new Alga-like Organism. Ann. of. Bot. 1894. **8**, 377.
Dill, O. E, Die Gattung Chlamydomonas und ihre nächsten Verwandten. Pringsh. Jahrb. **28**, 323.
Doflein, F., Polytomella agilis. Zool. Anzeiger 1916. **40**, 273.
Entz, Geza, Cytologische Beobachtungen an Polytoma uvella. Verh. d. d. zool. Ges. 1913. **23**.
—, Über die mitotische Teilung von Polytoma uvella. Archiv f. Protistenk. 1918. **38**.
Frank, Th., Kultur und chemische Reizerscheinungen der Chlamydomonas tingens. Diss. Basel 1904. Bot. Zeitg. 1904.
Franzé, R., Studien zur Systematik der Chlamydomonadinen. Bot. Zentralbl. 1893. **55**, 392.
Aus: Sitz.-Ber. d. bot. V. d. k. ungar. Ges. f. Naturw. z. Budapest.
—, Zur Morphologie und Physiologie der Stigmata der Mastigophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1893. **56**, 138.
—, Die Polytomeen, eine morpholog.-entwicklungsgeschichtliche Studie. Pringsh. Jahrb. 1894. **26**, 295.
—, Beiträge zur Kenntnis der Algengattung Carteria. Ungar. mit deutschem Résumé. Ref. Jahresber. **24**, 1. S. 29.
—, Über Verwandtschaft der Chlamydomonadineen. Magyarisch in ungar. Zeitschr. Ref. Jahresber. 1893. **21**, 1. S. 91.
Fritsch, F. E., Notes on British Flagellates I—IV. New Phytologist 1914. **13**, 341.
Gay, F., Rech. sur le développement et la classification de quelques algues vertes. Thèse. Paris 1891.
—, Sur la formation des Kystes chez les Chlorosporées. Bull. soc. bot. de France 1886. **33**, 51.
Goebel, K., Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie 1882.
Golenkin, Pteromonas alata Cohn. Bull. de la soc. imp. des naturalistes de Moscou 1891. N. S. **5**, 417.
Goroschankin, Die Genesis bei den Palmellaceen. Versuch einer vergl. Morphologie der Volvocineae. Nachr. d. Kais. Ges. f. Naturw. usw. Moskau 1875. **16**.
—, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. I. Chlamydomonas Braunii. Bull. de la soc. imp. des Naturalistes de Moscou 1890.
—, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. II. Chlamydomonas Reinhardi Dang. und seine Verwandten. Ebenda 1891, S. 1.
—, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. III. Chlamydomonas coccifera (mihi). Flora. **94**, 420—423.
Griffith, M., On two new members of the Volvocaceae. New Phytologist 1909. **8**, 130.
Grove, W. B., Pleodorina illinoisensis Kofoid in Britain. Ebenda 1915. **14**, 169.
Hamburger, Cl., Zur Kenntnis der Dunaliella salina usw. Archiv f. Protistenkunde 1905. **6**, 111.
Harper, R. A., The structure and Development of the colony in Gonium. Transact. of the americ. micr. soc. 1912. **31**, 65.
Hartmann, M., Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels, Entwicklung, Fortpflanzung, Befruchtung und Vererbung der Phytomonadinen (Volvocales). I. Über die Kern- und Zellteilung von Chlorogonium elongatum. Archiv f. Protistenkunde 1918. **39**, 32 S.
—, II. Über dauernde rein agame Züchtung von Eudorina elegans usw. Sitz.-Ber. der Kgl. pr. Akad. d. Wiss. Berlin 1917. 760.
—, III. Mitt.: Die dauernd agame Zucht von Eudorina elegans, experimentelle Beiträge zum Befruchtungs- und Todesproblem. Archiv f. Protistenkunde 1921. **43**, Heft 1/2, 223—286.
Heering, W., Chlorophyceae (Allgemeines und Siphonales) aus: Die Süßwasseralgen Schleswig-Holsteins und der angrenzenden Gebiete der Freien und Hansestädte Hamburg und Lübeck und des Fürstentums Lübeck mit Berücksichtigung zahlreicher im Gebiete bisher nicht beobachteter Gattungen und Arten. (Jahrb. d. Hamburg. Wiss. Anstalten 1907. **24**, 105—224.
—, Chlorophyceae. III. Ulothrichales, Mikrosporales, Oedogoniales. Heft 6 von A. Pascher, Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Jena 1914.
Hieronymus, G., Über Stephanosphaera pluvialis Cohn usw. Cohns Beiträge 1884. **4**, 51.
Jacobsen, H. C., Kulturversuche mit einigen niederen Volvocaceen. Zeitschr. f. Bot. 1910. **2**, 145—211.
—, Die Kulturbedingungen von Haematococcus pluvialis. Fl. microbiol. Delft. 1912. **1**.

JAMESON, PRINGLE, A., A new Phytoflagellate (Parapolytoma satura n. g. n. sp.) etc. Archiv f. Protistenkunde 1914. **33**, 21.
JANET, CH., Le Volvox. Limoges. 1912.
ISHIKAWA, Notes on the japanese Species of Volvox. Zool. Magazine 1896. **8**, 25.
KIRCHNER, Über die Entwicklungsgeschichte von Volvox minor. Cohns Beiträge 1879. **3**, 95.
KLEBS, G., Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Arb. d. Bot. Inst. Tübingen 1883. **1**, 339.
KLEIN, L., Vergl. Untersuchungen über Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung Volvox. Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. B. 1888. **5**.
—, Morphologische und biologische Studien über die Gattung Volvox. Pringsh. Jahrb. 1889. **20**, 133.
—, Neue Beiträge zur Kenntnis der Gattung Volvox. Ber. d. d. bot. Ges. 1889. **7**, 42.
KOFOID, L. A., Plankton studies. II. On Pleodorina illinoisensis, a new species from the plankton of the Illinois River. Bull. Ill. State Lab. Nat. hist. 1898. **5**, 273.
—, III. On Platydorina, a new genus of the family Volvocideae. Ebenda 1899. **5**, Nr. 9.
KORSCHIKOFF, A., Spermatozopsis exsultans nov. Gen. et Sp. aus der Gruppe der Volvocales. Ber. d. d. bot. Ges. 1913. **31**, 174—183.
KRASSILSTSCHIK, J., Zur Entwicklungsgeschichte und Systematik der Gattung Polytoma Ehrb. Anatom. Anzeiger 1882. **5**, 426.
KUCKUCK, P., Bemerkungen zur marinen Algenflora von Helgoland. I. Wiss. Meeresunters. N. F. 1894. Abt. Helgoland. **1**, 261.
KUWADA, Y., Some peculiarities observed in the culture of Chlamydomonas. Bot. Mag. Tokyo 1916. **30**, 347.
LANKESTER, E. RAY., Archerina, Golenkinia and Botryococcus. Quart. Journ. of micr. science 1908. **52**, 423.
LAUTERBORN, R., Protozoenstudien, IV. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1898. **65**, 369.
LEMMERMANN, BRUNNTHALER, PASCHER, Chlorophyceae, II. Tetrasporales usw. PASCHERS Süßwasserflora, 5. Jena 1915.
MAST, S. O., Light reactions in lower organisms. II. Volvox. Journ. of comp. Neurology and Psychology 1907. **17**.
MERTON, H., Über den Bau und die Fortpflanzung von Pleodorina illinoisensis Kofoid. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1908. **90**, 445.
MEYER, ARTHUR, Über den Bau von Volvox aureus Ehrb. und V. globator Erb. Bot. Centralbl. 1895. **63**, 225.
—, Die Plasmaverbindungen und die Membranen von Volvox. Bot. Ztg. 1896. **56**, 189.
MIGULA, W., Beiträge zur Kenntnis des Gonium pectorale. Bot. Centralbl. 1890. **43**.
MOORE, Spencer L., Studies in vegetable Biology. V. Apiocystis a Volvocinea etc. Journ. Linn. Soc. London 1890. **25**, 362.
NÄGELI, C., Gattungen einzelliger Algen. Zürich 1849.
OLTMANNS, F., Über Phototaxis. Zeitschr. f. Botanik 1917. **9**, 257.
OTROKOV, P., Über das Keimen der Zygoten bei Eudorina elegans. Ehrb. Nachr. d. K. Ges. der Liebhaber d. Naturw. d. Anthropologie u. Ethnographie 1875. **16**, russisch.
OVERTON, E., Beitrag zur Kenntnis der Gattung Volvox. Bot. Zentralbl. 1889. **39**, 65.
PASCHER, A., Studien über die Schwärmer einiger Süßwasseralgen. Bibl. bot. 1907. **67**.
—, Über die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen: Chlamydomonas. Ber. d. d. bot. Ges. 1916. **34**, 228—242.
—, Von der merkwürdigen Bewegungsweise einiger Flagellaten. Biol. Zentralbl. 1917. **37**, 421.
—, Zur Kenntnis zweier Volvokalen. Hedwigia 1912. **52**, 274—287.
PEEBLES, FLORENCE, The life history of Sphaerella lacustris (Haematococcus pluvialis) usw. Zentralbl. f. Bakt. II 1909. **24**, 511.
PLÜMECKE, O., Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Volvocaceen, Gonium pectorale als Wasserblüte. Ber. d. d. bot. Ges. 1914. **32**, 131.
POWERS, J. H., New forms of Volvox. Transact. americ. micr. soc. 1907. **27**, 123—50.
—, Further Studies in Volvox, with descriptions of three new Species. Ebenda 1908. **28**, 141.
PRINGSHEIM, E. G., Zur Physiologie von Polytoma uvella. Ber. d. d. bot. Ges. Generalversammlungsheft 1920. **38** (8) (10).
PRINGSHEIM, N., Über Paarung von Schwärmsporen usw. Monatsber. d. Kgl. Akad. d. Wiss. Berlin 1869. Ges. Abhandl. **1**.
PROWAZEK, S., Kernteilung und Vermehrung von Polytoma. Österreich. bot. Zeitschr. **51**, 51—60.
—, Nachträgliche Bemerkung zu dem Aufsatz: „Kernteilung und Vermehrung der Polytoma“ usw. Ebenda S. 400.
REICHENOW, E., Untersuchungen an Haematococcus pluvialis nebst Bemerkungen über andere Flagellaten. Arb. aus d. kaiserl. Gesundheitsamt 1909. **33**, 1.

Reinhardt, L., Die Kopulation der Zoosporen bei Chlamydomonas pulvisculus Ehrb. u. Stigeoclonium sp. Arb. d. Naturf.-Ges. a. d. Univ. Charkow 1876. **10**.
Reinke, J., Eine neue Alge des Planktons. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. N. F. 3.
—, Über Monostroma bullosum Thur. und Tetraspora lubrica Ktz. Pringsh. Jahrb. 1878. **11**, 531.
Rostafinski, Haematococcus lacustris. Mém. de Cherbourg.
Ryder, J. A., The Polar differentiation of Volvox and the specialisation of possible anterior Sense-organ. Amer. Naturalist 1889. **23**, 218.
Scherffel, A., Einiges zur Kenntnis von Schizochlamys gelatinosa A. Br. Ber. d. d. bot. Ges. 1908. **26a**, 783—795.
—, Asterococcus n. g. superbus (Cienk.) Scherffel und dessen angebliche Beziehungen zu Eremosphaera. Ebenda 762.
Schewiakoff, W., Über die geographische Verbreitung der Süßwasserprotozoen. Mém. de l'Acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg 1893. 7. sér. **41**, Nr. 8, S. 1—201.
Schmidle, W., Über Bau und Entwicklung von Chlamydomonas Kleinii n. sp. Flora 1893. **77**, 16.
—, Bemerkungen zu einigen Süßwasseralgen. Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **21**, 346.
—, Chlamydomonas grandis Stein und Chl. Kleinii Schmidle. Flora 1896. **82**, 85
Schneider, A., Zur Naturgeschichte der Infusorien. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol. 1854.
Schroeder, B., Dangeardia, ein neues Chytridineengenus auf Pandorina Morum Bary. Ber. d. d. bot. Ges. 1898. **16**, 315.
—, Pandorina Morum, ihre ungeschlechtliche Vermehrung und ihre Parasiten. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. Zoolog.-bot. Sitzg. v. 8. Dez. 1898.
—, Untersuchungen über die Gallertbildungen der Algen. Verh. d. Nat.-med. Ver. z. Heidelberg 1902. N. F. **7**, 139
Schussnig, B., Beitrag zur Kenntnis von Gonium pectorale Müll. Österr. bot. Zeitschr. 1911. **61**, 121.
Seligo, Untersuchungen über Flagellaten. Cohns Beiträge 1887. **4**, 145.
Setchell, W. A. and Gardner, N. L., Algae of North-western America. Univers. of California publ. Botany 1902. **1**, 167.
Shaw, W. R., Besseyosphaera a new genus of the Volvocaceae. Bot. Gaz. 1916. **61**, 253.
—, Campbellosphaera a new genus of the Volvocaceae. The Philippine Journal of Science 1919. **15**, 493.
Smith, Bertraux G., Volvox for laboratory use. Amer. Natural. 1907. **41**, 31.
Spargo, M. W., The Genus Chlamydomonas. Washington Univers. Studies 1913. **1**, 65.
Stein, Fr. v., Organismus der Infusionstiere. **3**, 1.
Sticknay, Malcolm E., Notes on Spondylomorum quaternarium Ehrbg. Bull. sc. Labor. Denison Univers. 1909. **14**, 233.
Stempel, W., Beobachtungen an Volvox aureus Ehrb. Zool. Anzeiger 1906. **30**, 535.
Takeda, H., Dysmorphococcus variabilis, gen. et spec. nov. Ann. of Bot. 1916. **30**, 151—156.
—, Scourfieldia cordiformis, a new Chlamydomonad. Ebenda 157—159.
—, On Carteria Fritschii n. sp. Ann. of Bot. 1916. **30**, 369.
Téodoresco, E. C., Organisation et développement du Dunaliella etc. Beih. z. bot. Centralbl. 1905. **18**, 216.
—, Observations morphologiques et biologiques sur le genre Dunaliella. Rev. gén. bot. 1906. **18**, 353.
Warming, E., Ein vierzelliges Gonium (Tetramonas socialis Dujard.?) Botanisk Tidsskrift 1876/77. 3. R. **1**, 69.
West, G. S., Algological Notes. XII. New genus of Volvocaceae. Journ. of Bot. 1912. **50**, 326.
Wille, N., Algolog. Untersuchungen aus der biol. Station in Drontheim. 3. Über eine neue marine Tetrasporacee. Det Kgl. norske Videnskaps Selskebs Skrifter 1906. Nr. 3.
—, Algolog. Notizen IX—XIV. Carteria, Sphaerella, Chlamydomonas, Gloeococcus, Pteromonas, Cerasterias u. a. Nyt Magazin for Naturvidenskaberne 1903. **41**, 89.
Wills, On the structure and life history of Volvox globator. Midland Naturalist III. 1880. Jahresber. **9**, 1, S. 367.
Wollenweber, W., Untersuchungen über die Algengattung Haematococcus. Festschr. d. d. bot. Ges. 1908. **26**, 238—299.
Yendo, K., Three species of marine Ecballocystis. The bot. mag. Tokyo 1903. **17**, 199.

b) Protococcales.

„Palmellaceen“, Protococcaceen, Pleurococcaceen und ähnliche Glieder der großen Gruppe, die wir mit dem obigen Namen zusammenfassen, stellen Schmerzenskinder des Algologen dar, denn kaum in einer anderen Gruppe des Pfanzenreiches ist mit so mangelhaften Methoden gearbeitet worden wie hier. Das Wort de Barys vom Fischen im Trüben, das er einst auf Bakterien und niedere Pilze anwandte, galt noch bis in die neueste Zeit für die niederen Algen. Die naturgemäße Folge war ein Chaos von richtigen und falschen Angaben, die ungemein schwer zu entziffern waren. Alle Irrfahrten hier zu schildern ist mit Rücksicht auf den Platz unmöglich, ist auch unnötig, weil inzwischen eine gewisse, wenn auch nicht überall ausreichende Klärung eingetreten ist. Auf der einen Seite haben sorgfältige Beobachter gelernt, auf Feinheiten im Bau der Zellen besser zu achten, die Entwicklung genauer zu verfolgen und so die Arten gut zu beschreiben; auf der anderen Seite ist es, nachdem Beijerinck den Anfang gemacht, gelungen eine beachtenswerte Anzahl niederer Algen in Reinkultur zu erziehen (s. Chodat). Letztere bilden freilich noch immer weitaus die Minderheit, und so wird man auf lange Zeit hinaus noch nicht in der Lage sein, von dem ersterwähnten Verfahren Abstand zu nehmen.

Mehr als genug werden wir in den späteren Abschnitten unseres Buches zu berichten haben von höheren Grünalgen, welche in gewissen Phasen ihres Lebens die Form annehmen, die wir alsbald für Chlorococcum usw. beschreiben werden; und deshalb wird man mich fragen, ob denn die Gebilde, welche wir hier als niederste Glieder der Protococcenreihe ausgeben, wirklich selbständige Formen sind. Ganz sicher ist diese Frage auch heute noch nicht für alles zu beantworten, was dem Beobachter unter das Mikroskop kam; es ist wahrscheinlich, daß die eine oder andere Art, auch solche die wir hier behandeln, noch nicht genau in ihrer Zugehörigkeit erkannt ist, aber im großen ganzen kann man heute doch sagen: die in den guten Floren und Handbüchern aufgeführten Gattungen sind selbstständige Gebilde, die zahlreiche Forscher auch bei vielfachem Wechsel in den Kulturbedingungen durchaus konstant fanden. Weitere Forschung wird das Bild vielfach vervollständigen müssen. Zumal die Umgrenzung der Arten bedarf noch erheblicher Klärung. Wenn man z. B. Brunnthalers Zusammenstellung, Chodats Bearbeitungen und Willes Handbuch vergleicht, sieht man alsbald, daß noch vieles zu tun ist. Auch die Frage, wie weit es physiologische Arten bzw. Rassen, wie weit es Mutationen usw. gebe, die Chodat mit Hilfe seiner Kulturen angeschnitten hat, ist noch nicht völlig geklärt. Es scheint fast, als ob sich alles das hier wiederhole, was für Bakterien und Pilze bereits in dieser Richtung bekannt ist.

Unsere Kenntnisse gründen sich auf die alten Arbeiten von Alex. Braun und Nägeli, auf die neueren von Klebs, Artari, Beijerinck, Chodat, Gerneck, Wille, Lemmermann, West, Schroeder, Lagerheim, Bohlin, Pinard, Linke u. a.

Die frühere Unsicherheit war naturgemäße Veranlassung, die verschiedensten Systeme für die Protococcales aufzustellen. Die älteren Versuche können wir übergehen. Da sie wie manche andere mir nicht das Richtige zu treffen schienen, habe ich in der 1. Aufl. dieses Buches versucht, auf Grund der Befunde von Klebs und anderen Autoren selber eine Neuordnung der Protococcales einzuführen. Ich gliederte in 1. Protococcaceae, 2. Protosiphonaceae, 3. Halosphaeraceae, 4. Scenedesmaceae, 5. Hydrodictyaceae. Dieser Einteilung sind mehrere Forscher, z. B. Collins in der

Hauptsache gefolgt, andere haben Abänderungen vorgenommen und vor allem hat BRUNNTHALER ein System aufgestellt, das sich zwar an das Meinige anschließt, aber doch eine weitergehende Zergliederung in kleinere Familien vornimmt, insbesondere werden die von mir als Scenedesmaceae bezeichneten Gattungen in eine Anzahl von Familien zerlegt. Manchem von dem, was BRUNNTHALER vorbringt, wird man schon zustimmen müssen, ob es aber nötig sei, die Zoosporinae mit beweglichen und die Autosporinae mit unbeweglichen Fortpflanzungszellen so scharf zu trennen, wie er es im Anschluß an CHODAT und andere Forscher tut, möchte ich bezweifeln; es bilden doch oft nahe Verwandte bald Zoosporen, bald Aplanosporen.

CHODATS Gruppierung wich anfangs von der unserigen stark ab, hat sich ihr aber doch erheblich genähert; die von WEST vorgeschlagene hat BRUNNTHALER mit Recht abgelehnt und am wenigsten Zustimmung hat WILLE gefunden. Er rechnet zu den Protococcales nicht wenige Gattungen, die wir als Heterocontae betrachten. Ich bedauere das, weil die Aufstellung dieser letzteren Gruppe einen doch wohl nicht mißglückten Versuch darstellt, aus dem alten Chaos der Protococcales heterogene Elemente herauszubefördern.

Im folgenden behalte ich meine alte Einteilung im wesentlichen bei, folge aber in der Gruppierung einzelner Formen vielfach BRUNNTHALER, gelegentlich auch CHODAT. Wir sind uns darüber klar, daß bei alle dem unwichtigere Dinge — z. B. die Form der Zelle, die Strukturen der Zellwand — vielleicht mehr in den Vordergrund treten als gut ist, während der Zellenbau, zumal auch die Chromatophoren nicht immer voll berücksichtigt sind. Gerade das Studium der Zelle, vergleichend behandelt, wird wohl noch weitere Aufschlüsse geben, aber einstweilen fehlen diese oft genug und wir begnügen uns vorläufig mit einer, wenn auch künstlichen Ordnung. Manche Bedenken, welche diese wachrief, stellte ich zurück.

Ob unsere Auffassungen durch serologische Forschung, die LINKE begonnen hat, Vertiefung erfahren werden, steht noch dahin. Die Versuche sind einstweilen noch nicht zahlreich genug, um eine Entscheidung zu bringen. LINKE möchte auf Grund seiner Befunde z. B. Stichococcus zu den Scenedesmaceen stellen. Dem scheinen mir aber noch manche Bedenken entgegen zu stehen.

1. Protococcaceae.

Die Vertreter dieser Gruppen stellen kugelige, birnförmige usw. Einzelzellen dar, welche sich nur zufällig zu größeren Komplexen zusammenlagern. Eine Vermehrung durch normale Zweiteilung findet nur ausnahmsweise statt, die Fortpflanzung erfolgt fast nur durch Zoosporen, welche gelegentlich die Form von Aplanosporen annehmen. Isogameten sind in gewissen Fällen beobachtet. Die Beziehungen der Gattungen zueinander mag das folgende Schema demonstrieren:

Phyllobium
|
Eremosphaera
|
Characium Chlorocystis
Codiolum Chlorochytrium
Dicranochaete
\ |
Sykidion
|
Chlorococcum (inkl. Cystococcum usw.)

Die Protococcaceen sind, mit Ausnahme von Chlorocystis und wenigen anderen, Süßwasserbewohner oder auch Luftalgen, welche Baumrinden, feuchte Erde usw. besiedeln. Einzelne sind zweifellos Kosmopoliten, andere sind bislang nur in Europa gefunden, aber wahrscheinlich weiter verbreitet.

Beijerinck demonstrierte zuerst und Artari bestätigte es, daß manche frei lebenden Protococcaceen organische Stickstoffnahrung verarbeiten müssen oder doch zum mindesten können. Diese Tatsache erklärt das häufige Vorkommen von Protococcaceen an unsauberen Orten und in Lösungen, die sonst wegen ihres Gehaltes an organischen und anorganischen Zersetzungsprodukten von anderen Algen sorgfältig gemieden werden.

Eine „Spezialität“ vieler Protococcaceen ist die Symbiose im weitesten Sinne. Sie leben zum Teil als Raumparasiten in anderen Pflanzen, zum Teil aber treten sie auf als „grüne Zellen“ in Tieren wie Hydra, Stentor, Spongilla u. a., oder aber sie bilden den grünen Anteil von Flechten — das soll im Kapitel über die Symbiose erörtert werden.

a) Protococceae.

Die Abteilung stellt die einfachste Gruppe unter den Protococcales dar, die typische Gattung ist Chlorococcum (Chl. limicola, Chl. infusionum usw., zum Teil von Beijerinck als Chlorosphaera bezeichnet), Fig. 166.

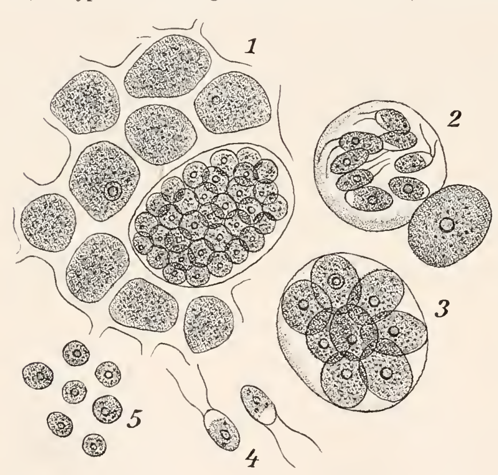


Fig. 166 n. Beijerinck. *Chlorococcum limicola.* *1* vegetative Zellen, eine davon mit Aplanosporen. *2*, *3* Zoosporen, noch von einer Blase umhüllt. *4* Zoosporen frei. *5* dieselben nach Umhüllung mit Membran.

Die Zellen dieser Algen sind kugelig, nur wenn sie in Kulturen usw. eng aneinander liegen, werden sie (Fig. 166) gegeneinander abgeflacht. Ihre Membran ist je nach den äußeren Bedingungen mehr oder weniger dick, sie dürfte aus Zellulose bestehen. Das Chromatophor ist becherförmig, man könnte fast sagen hohlkugelig, denn es umfaßt beinahe die ganze Zelle; nur an einer Stelle findet sich ein kreisrunder Ausschnitt, durch welchen man unter günstigen Bedingungen den Zellkern in der Mitte erkennt. Ein Pyrenoid liegt dieser Öffnung gegenüber.

Hiervon weicht Cystococcus durch ein zentral gelagertes Chromatophor (Treboux, Chodat u. a.) mit allseitig gegen die Peripherie gerichteten Lappen ab. Ein Pyrenoid liegt in der Mitte des ganzen, der Kern ist seitlich verschoben, umgekehrt liegt bei Dictyococcus (Gerneck) der Kern im Zentrum, an der Peripherie finden sich zahlreiche Chlorophyllplatten, die Fortsätze nach innen entsenden. Kentrosphaera endlich zeigt strahlig gerichtete Chromatophoren, hat außerdem an einer Seite, der Zellwand auf-

gesetzt einen hornartigen Fortsatz aus Gallerte. Ob man Dicranochaete hierher zählen dürfe, bleibt zweifelhaft (s. Brunnthaler, Pascher, Wille). Nach Hieronymus (Fig. 167) sind die Zellen fast schildkrötenartig, sie sitzen mit der flachen Seite dem Substrat auf. Die Membran besteht aus zwei auch chemisch ganz verschiedenen Hälften, und zwar umfaßt die untere die obere (*d*), welche stark gewölbt ist. Von der unteren Schale geht ein Gallerthaar aus, das verzweigt ist (Fig. 167) und an die Tetrasporeen erinnert.

Bei allen diesen Algen ist eine einfache Querteilung der Zellen oder irgend etwas Ähnliches zwecks Vermehrung auf vegetativem Wege von keinem der vielen Beobachter (s. besonders Artari, Beijerinck, Gerneck, Hieronymus, Chodat) wahrgenommen worden, dagegen findet ausgiebige Zoosporenbildung statt. Der Inhalt der kugeligen Zellen zerfällt hierbei sukzessive je nach der Größe der Mutterzelle in zwei, vier, acht und mehr Portionen, wie das schon Nägeli für seinen Cystococcus humicola schilderte. Nach Fertigstellung der Zoosporen, die je nach der Ernährung usw. verschiedene Größe haben können, und zwei Geißeln führen (Fig. 166, *2*, *3*), reißt die äußere Schicht der Membran auf, die Schwärmer treten heraus, zunächst noch von der inneren Lage der Zellhaut umhüllt (Fig. 166, *2*), dann reißt diese und damit sind die Zoosporen befreit. Sie kommen ohne Anzeichen von Kopulation zur Ruhe, umhüllen sich mit Membran, wachsen und bilden später von neuem Zoosporen. Einzelheiten dieses Vorganges sind ein wenig verschieden, aber für uns bedeutungslos.

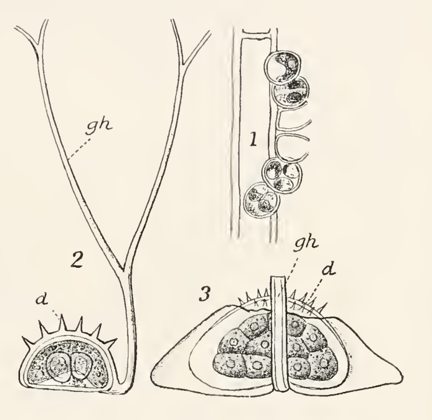


Fig. 167. *1 Sykidion Droebakense* n. Wille. *2*, *3 Dicranochaete* n. Hieronymus, *d* Deckel, *gh* Gallerthaar.

Gerneck und Chodat sahen bei Dictyococcus kleine zweiwimperige Schwärmer, welche miteinander kopulierten (nach bekanntem Schema). Die Zygote bewegt sich noch ziemlich lange mit den vier Geißeln, kommt aber schließlich zur Ruhe und speichert Reservestoffe. Nicht alle Schwärmer gehen eine Vereinigung ein, trotzdem kommen auch sie zur Ruhe wie die Zygoten; man wird sie einstweilen als Parthenosporen ansprechen müssen. Klar ist mir nicht ganz, ob im letzten Fall nur eine Schwärmerform vorhanden ist oder deren mehrere, etwa Makro- und Mikrozoosporen. Bei den meisten Gattungen wurde bislang nur eine Art von Zoosporen beschrieben.

Unter abweichenden äußeren Bedingungen, z. B. bei Kultur in konzentrierten Nährlösungen (Artari) werden ziemlich zahlreiche kugelförmige und unbewegliche Zellen gebildet. Man nannte sie bald Gonidien, bald Akineten usw., es sind das aber nach den verschiedensten Forschern nichts anderes als Zoosporen, welche vorzeitig mit Membran umhüllt wurden. Durch Aufreißen der Mutterhaut werden sie frei und wachsen zu normaler Größe heran. Es kann sich nur um Aplanosporen handeln, darin hat Wille recht; und solche werden von einer Art leicht, von anderen schwerer gebildet, wie das z. B. Gerneck dartut.

Bei Austrocknung der Unterlage usw. verwandeln sich die vegetativen Zellen in Ruhezellen — Akineten —, indem sie eine derbere Membran erhalten und Reservestoffe, zumal fettes Öl, das dann eine Orange-Färbung annimmt, speichern. Die Zellen können jederzeit unter günstigen Bedingungen keimen, indem sie Zoosporen bilden.

b) Characieae.

Die Vertreter dieser Gruppe sind einseitig an der Unterlage festgeheftet. Am einfachsten ist wohl das von Wright und Wille studierte Sykidion (Fig. 167, *1*). Kugelige bis ovale Zellen haften durch ungeformte Gallerte an anderen Algen. Das Chromatophor ist becherförmig mit Pyrenoid. Schmidles Characiella mit zentralem Sternchromatophor und nach unten verlagertem Kern (vgl. Cystococcus) könnte sich vielleicht anschließen, seine Zellen sind in ähnlicher Weise wie Sykidion festgelegt. Der Hauptvertreter dieser Gruppe ist Characium selbst (Al. Braun, Chodat, Brunnthaler, Lampert u. a.). Seine Zellen haben in der Regel Birnform (Fig. 168), bisweilen sind sie etwas gekrümmt, gelegentlich stark spindelförmig verlängert. An der Spitze oft mit einer Warze oder gar mit einem Dorn versehen, verlängern sie sich an der Basis in einen Stiel, der meist mit einem Scheibchen festgeheftet wird. Soweit ich sehe, sind weder der Stiel noch die anderen Fortsätze hohl, sondern aus fester Wandmasse aufgebaut. Die Zelle selbst besitzt einen Kern und in den typischen Fällen ein Becherchromatophor mit einem großen Pyrenoid (Fig. 168, *5*), doch kommen auch Arten (Lambert) mit mehreren (zwei) wandständigen Chlorophyllkörpern ohne Pyrenoid vor — falls sie in die Gattung hineingehören (Fig. 168, *6*, *7*).

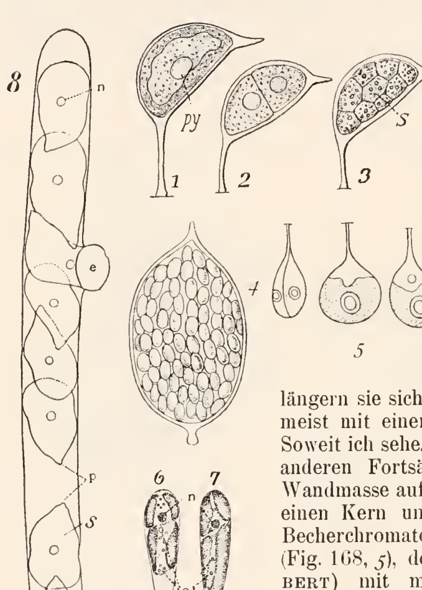


Fig. 168. *Characium* n. Al. Braun, Schmidle, Lambert. *1—3 Ch. Sieboldii*, *4 Ch. acuminatum*, *5 Ch. cylindricum*, *py* Pyrenoid, *s* Schwärmer, *n* Kern, *ol* Öl.

An dieser Stelle glaube ich Codiolum erwähnen zu sollen. Cohn, Al. Braun und Kuckuck haben in erster Linie über die Gattung berichtet, außerdem Farlow, Jónsson u. a. (s. a. Kuckuck, Micr., Bd. II). Die Pflanze lebt mit Vorliebe in den Krusten von Florideen wie Cruoria, Petrocelis usw. (zwischen den aufrechten Fäden), sie senkt sich in die Scheitelgruben von Splachnidium usw., kommt aber nach Holmes auch gesellig auf Sandsteinblöcken vor. Sie besteht aus einer ziemlich langgestreckten Zelle (Fig. 169, *1*) mit einem farblosen kompakten Membranfortsatz. Die Zelle selbst führt ein wandständiges Netzchromatophor, welches Fortsätze nach innen sendet und mehrere Pyrenoide führt. Im Zentrum liegt, wie Ed. Gruber

hier in Übereinstimmung mit AL. BRAUN und MURRAY konstatierte, ein Zellkern. Endlich Actidesmium (REINSCH, MILLER). Die Alge bildet zierliche Bäumchen; grüne spindelförmige Zellen sitzen büschelweise auf farblosen „verzweigten" Stielen. Die einzelnen Zellen haben ein Plattenchromatophor ohne Pyrenoide, das mantelartig der Zellwand anliegt (Fig. 170).

Wie bei Chlorococcum u. a. erfolgt die Fortpflanzung niemals durch Zweiteilung, sondern bei allen Gattungen durch Zoosporen, welche oft in großer Zahl entstehen und dann durch eine seitliche oder apikale Öffnung, auch unter Absprengung eines Deckels (Sykidion Fig. 167, *1*) entleert werden. Die Zoosporen haben zwei oder vier Geißeln je nach der Gattung, und wachsen alsbald zu neuen Zellen mit der für die Art jeweils charakteristischen Form heran. REINHARDT unterscheidet Mikro- nnd Makrozoosporen; ob erstere etwa kopulieren, steht dahin.

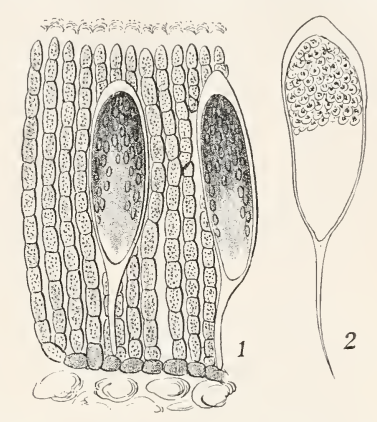


Fig. 169. *1 Codiolum gregarium* zwischen den Fäden von *Cruoria* n. COHN. *2 Cod. Petrocelidis* in Zoosporenbildung n. KUCKUCK.



Fig. 170. *Actidesmium* n. MILLER.

Nach Smith werden die überall ursprünglich einkernigen Zellen bei Characium acuminatum kurz vor der Schwärmerbildung vielkernig (16, 32, 64). Erst wenn das geschehen, beginnt eine Aufteilung des Plasmas in Portionen, die zuerst mehrkernig sind, später aber in einkernige Teile — die zukünftigen Zoosporen — zerlegt werden. Das Chromatophor wird dabei ebenfalls aufgeteilt, die Pyrenoide schwinden, die in den Zoosporen sichtbaren sind neu gebildet. Für Characium Sieboldii gilt dasselbe, nur werden die Zellen schon sehr zeitig vielkernig (32 resp. 64).

Bei Actidesmium treten treten die Zoosporen zwar am Scheitel aus der Mutterzellhaut heraus, ordnen sich hier aber alsbald zu einem Kranz und wachsen dann zu normalen Zellen heran. Wenn der Vorgang sich wiederholt (Fig. 170), entstehen die erwähnten Bäumchen. Die entleerten Zoosporen bleiben jeweils an den älteren Häuten kleben.

Aplanosporen und Akineten unsicher.

c) Endosphaereae.

Diese Gruppe umfaßt Formen, welche sich von den Protococceae durch die endophytische bzw. parasitische Lebensweise unterscheiden; in ihrer einfachsten Form schließen sie wohl direkt an Chlorococcum an. Chlorochytrium wurde besonders durch Klebs bearbeitet.

Chlorochytrium Lemnae lebt in den Intercellularräumen des subepidermalen Gewebes von Lemna trisulca. Elliptische bis kugelige Zellen (Fig. 171, *1*) schieben das Gewebe des Wirtes auseinander ohne es wesentlich zu schädigen. Sie enthalten ein großes Chromatophor. Dieses besitzt einen inmitten der Zelle gelegenen zentralen Teil, von welchem Lappen nach allen Richtungen ausstrahlen, um sich in der Nähe der Zellwand zu verbreitern und sich dieser scheinbar anzulegen. Pyrenoide sind in den Lappen zu sehen. Wie Chlorococcum vermehrt sich unsere Alge niemals durch einfache Zweiteilung; sie bildet vielmehr durch sukzedane Vielteilung des Inhaltes (Fig. 171, *1*), bei welcher die Zellwand ganz unbeteiligt bleibt, eine große Zahl von Schwärmern, die schließlich austreten (Fig. 171, *3*); und zwar platzt die Membran der Mutterzelle, das Lemnagewebe wird durchbrochen und die Schwärmer kommen an die Oberfläche, sind aber noch von einer farblosen Blase umgeben. Die Schwärmer erweisen sich als Gameten; noch innerhalb der Blase vereinigen sie sich paarweise und erst dann werden sie durch Auflösen der Blasenwand völlig freigelassen (Fig. 171, *3*).

Die Gameten besitzen die übliche Form — ein Chromatophor, zwei Cilien usw. — Die Zygoten sind mit ihren vier Cilien anfangs noch beweglich, sie suchen Lemna trisulca auf und kommen auf der Epidermis dieser Pflanze zur Ruhe, besonders dort, wo zwei Epidermiszellen zusammenstoßen. Schwärmer, welche die Lemnen nicht erreichen, gehen zugrunde. Nach eingetretener Ruhe erhält die Zygote eine Membran und dringt nun genau so wie ein parasitischer Pilz in das Wirtsgewebe ein (Fig. 171, *4*), d. h. sie verlängert sich schlauchartig, spaltet die Mittellamelle der Epidermiszelle und zwängt sich in den Spalt ein, um so in die Interzellularen zu gelangen (vgl. Fig. 171, *5*), wo sie sich zur Kugel entwickelt. Die Stelle, an welcher der Eintritt erfolgte, bleibt kenntlich.

Die großen grünen Zellen umgeben sich im Winter mit einer dicken Membran, speichern Reserven und sinken mit den Lemnen auf den Boden der Gewässer; im Frühjahr steigen sie mit ihnen auf und bilden von neuem Gameten. Andere Modalitäten der Fortpflanzung sind nicht bekannt.

Wie man sieht, unterscheidet sich Chlorochytrium von Chlorococcum prinzipiell nur durch die Sexualität der gebildeten Schwärmer, indes dürfte

dieselbe doch noch sehr wenig ausgeprägt sein, denn nach dem Stande unserer heutigen Kenntnisse ist es ein primitives Verhalten, wenn Gameten aus der nämlichen Mutterzelle sich vereinigen. Dem entspricht, daß die Schwärmer von Chlorochytrium Knyanum niemals zur Kopulation gebracht wurden, obwohl sie den Gameten der Chl. Lemnae zweifellos homolog sind. Das erinnert weitgehend an Cystococcus (s. oben) bei dem ja auch die Sexualität noch nicht sehr gefestigt ist, während sie bei Chlorococcum überhaupt nicht gefunden wurde.

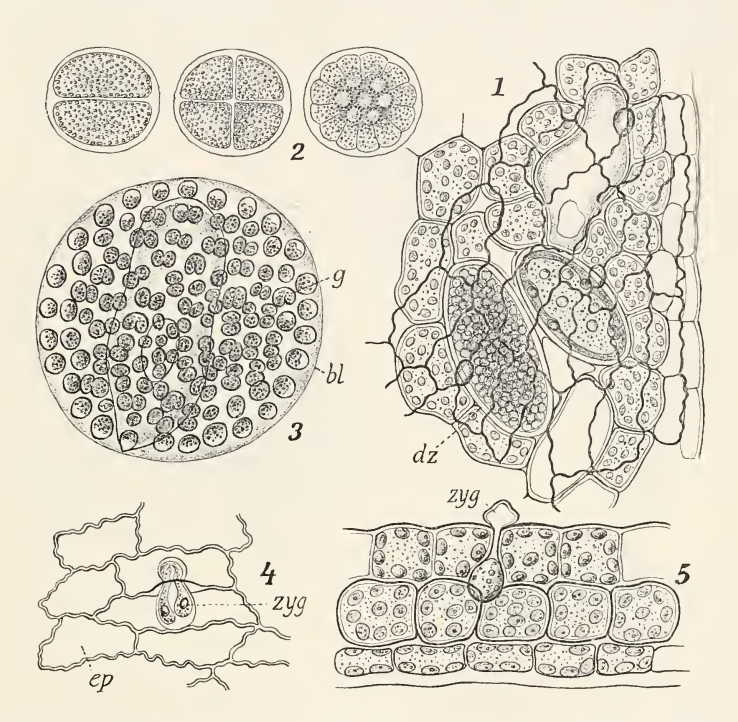


Fig. 171 n. Klebs. *1—4 Chlorochytrium Lemnae.* *1* Zellen mit derber Haut. *2* Teilung des Inhalts derselben. *3* Entleerung der Gameten. *4* Eindringen der Zygote in das Laub von Lemna. *5* Eindringen der Zygote von *Eremosphaera* in das Blatt von *Potamogeton*. *dz* Dauerzelle, *bl* Blase, *g* Gameten, *zyg* Zygoten, *ep* Epidermis von Lemna.

Chlorochytrium grande (Bristol) bildet Aplanosporen. Durch simultane Teilung des Zellinhaltes entstehen zahlreiche Plasmaportionen, welche sich schließlich mit fester Haut umgeben, dann aus der Mutterzelle entleert werden und nun wieder zu den großen vegetativen Zellen heranwachsen. Die letzteren verdicken unter gewissen Bedingungen ihre Haut, füllen sich mit Reservestoffen und ruhen eine Zeitlang. Bei der Keimung zerfällt das Plasma sukzedan in einkernige Portionen, diese werden zu Zoosporen, welche in eine Blase eingehüllt austreten.

Kjellman, Lagerheim, Freeman, Bristol u. a. beschreiben noch eine Anzahl von Chlorochytriumarten, welche z. B. in dem Gewebe von Sarcophyllis, Polyides usw. leben.

Daran reiht sich die Gattung Chlorocystis, bei welcher neben vierwimperigen auch zweiwimperige Schwärmer beobachtet werden ohne, daß ihre Funktion klar wäre. Moore berichtet über eine Chlorocystis, die Wright auf Florideen, Diatomeenschläuchen, er selbst auf Enteromorpha usw. fand und beschrieb. Hierher gehören dann auch Chlorocystis Sarcophyci, das nach Whitting Pusteln auf Sarcophycus hervorruft, und ebenso vermutlich Stomatochytrium, das nach Cunningham die Blätter von Limnanthemum indicum bewohnt.

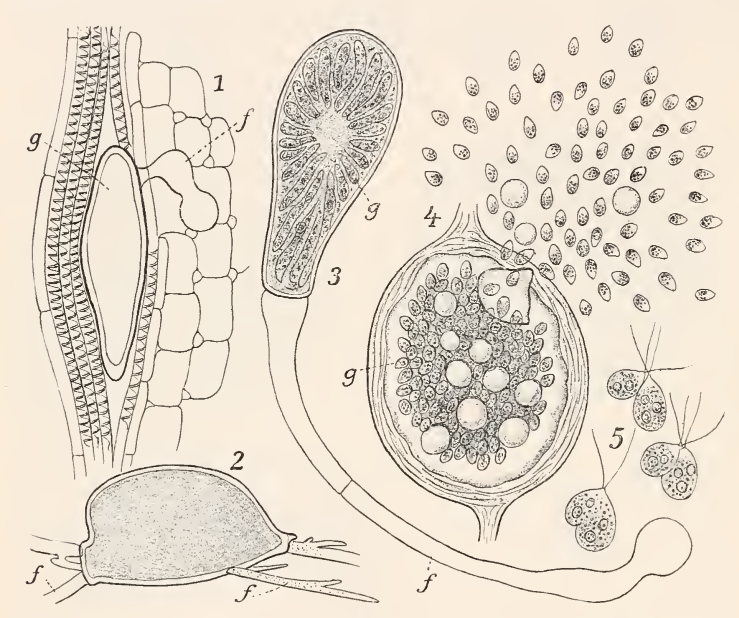


Fig. 172. *Phyllobium dimorphum* n. Klebs. *1* Gametangium im Gefäßbündel von *Lysimachia nummularia*. *2* Dasselbe frei präpariert. *3* Gametanginm an einem leeren Keimfaden. *4* Dasselbe Gameten entleerend. *5* Gameten in Kopulation. *g* Gametangium. *f* Faden.

Alle diese zum Teil parasitischen Formen sind noch grün, in Lagerheims Rhodochytrium aber liegt eine Form vor, welche auf Grund ihres Schmarotzertums farblos geworden ist. Wir behandeln dieselbe später unter den Parasiten.

Direkt mit Chlorochytrium in Verbindung zu bringen ist Endosphaera. Sie gleicht jener Gattung fast in allen Punkten, nur in der Entwicklung der Gameten besteht ein Unterschied. Die Mutterzellen zerfallen auch sukzedan in zahlreiche Plasmaportionen, letztere aber umgeben sich mit einer Zellulosemembran, und die Gameten entstehen erst aus diesen völlig freiliegenden Zellchen. Sie treten auch ohne Vermittelung einer Gallertblase aus.

Auf Scotinosphaera KLEBS, die BRISTOL zu Chlorochytrium zieht, sei nur hingewiesen und dann betont, daß man hier gewöhnlich anreiht die Phyllobien, welche, endophytisch oder parasitisch lebend, in relativ großen Zellen Gameten erzeugen, an denen gewisse Größenunterschiede konstant wahrnehmbar sind (Fig. 172, *5*). Die großen Gametangien (Fig. 172, *1*, *3*), welche nach Ermittelung von ED. GRUBER zunächst einkernig sind, entstehen an kriechenden Fäden, und damit unterscheiden sich die Phyllobien so scharf von den bislang erwähnten Formen, daß man wohl fragen kann, ob der Anschluß tatsächlich an genannter Stelle erfolgen müsse. Doch wie bei so vielen spezifisch lebenden und spezifisch ausgebildeten Algen ist die Frage schwer zu entscheiden. Wir begnügen uns, auf dieselbe hinzuweisen und behandeln im übrigen die Gruppe unter den Parasiten.

Zu dem Phyllobium dimorphum von KLEBS beschrieb WEST ein Phyllobium sphagnicola.

Verwandtschaften.

Das Anfangsglied des großen Stammes der Protococcales ist wohl sicher Chlorococcum mit seinen Verwandten, sie weisen vermöge ihres becherförmigen Chromatophors mit dem charakteristisch gelegenen Pyrenoid auf Chlamydomonaden oder etwas niedriger stehende Flagellaten als Verwandte hin, von welchen sie sich im wesentlichen nur durch das mangelnde Bewegungsvermögen unterscheiden. Da die Beziehungen so klar zu liegen scheinen, ist es bedeutungslos, wo schließlich die Trennungslinie gezogen wird. Von Chlorococcum führt der Weg leicht zu den Characieen, welche dauernd am Substrat festsitzen. Sykidion stellt den Vermittler dar. Auf der anderen Seite stehen die halb- oder völlig parasitischen Endosphaereae. Chlorochytrium, dann Endosphaera sind die einfacheren Glieder und vermitteln den Übergang zu dem sexuell gut differenzierten Phyllobium, das zugleich das Endglied dieser Reihe darstellt, welcher sich Rhodochytrium ebenso einreiht wie Polytoma den Chlamydomonaden.

2. Protosiphonaceae.

Schon auf S. 32 berichteten wir, daß das alte Botrydium granulatum im Sinne von ROSTAFINSKI und WORONIN mehrere Gattungen umfasse, deren eine nach KLEBS das Protosiphon ist.

Es handelt sich wieder um eine Erdalge, die den feuchten Boden an Rändern von Tümpeln, Teichen usw. bevorzugt.

Hier bildet Protosiphon annähernd kugelige Köpfchen von grüner Farbe, welche einen meist unverzweigten, farblosen Wurzelfortsatz in den Boden senden. Wächst die Pflanze sehr dicht, so erscheint das Ganze einfacher, schlauchförmig (Fig. 173, *1*), mit grünem Ober- und farblosem Unterende. In Kulturen kamen sogar schwach verzweigte Formen zum Vorschein. Übergänge zwischen den verschiedenen Gestalten sind natürlich vorhanden. Der ganze, bisweilen 5 mm Durchmesser haltende Algenkörper ist nach der üblichen Ausdrucksweise eine große Zelle. Ein riesiger Saftraum wird von dem Plasma umgeben, welches die Kerne innen und ein großes, netzförmig durchbrochenes Chromatophor mit zahlreichen Pyrenoiden nahe an der Peripherie führt. Bei guter Ernährung sendet dasselbe starke Fortsätze in das Innere der Zelle vor.

Die Alge vermehrt sich durch Teilung; jüngere Zellen werden meist durch Querwände in 4—16 Tochterzellen zerlegt, deren jede zu einem

Schlauche heranwächst. Ältere Zellen, mögen sie schlauch- oder kugelförmig sein, pflegen in der oberen Region (Fig. 173, *2*) seitlich auszusprossen. Die herausgetriebene Blase *(bl)* sendet einen Rhizoidfortsatz in das Substrat und wird schließlich abgegliedert. Der Prozeß kann sich wiederholen, die Pflänzchen bleiben oft zu Kolonien miteinander vereinigt.

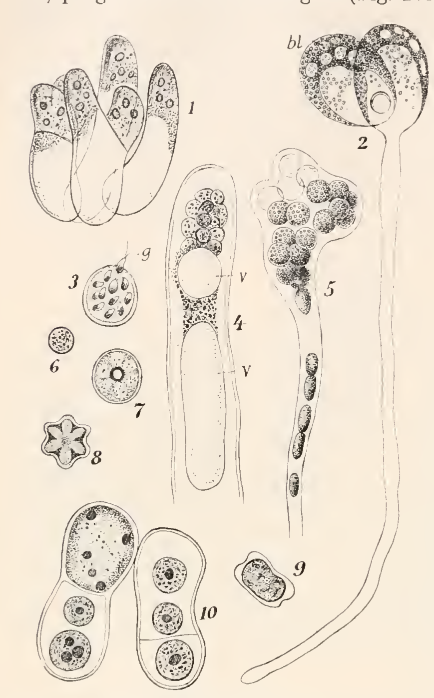


Fig. 173. *Protosiphon* n. Klebs. *1* Zellen bei dichtem Wuchs. *2* Zellen, welche isoliert wachsen, in Verzweigung begriffen. *3*, *4* Schwärmerbildung in verschieden alten Zellen. *5* Cysten zum Teil entleert. *6* Parthenospore. *7* Keimling aus derselben. *8*, *9* Zygoten. *10* Cystenbildung.

Zellen fast jeder Form und jeden Alters können nun zur Bildung von Isogameten schreiten, deren Entstehung im einzelnen an anderer Stelle geschildert wird. Die Schwärmer entwickeln sich aus dem plasmatischen Wandbelag (Fig. 173, *4*), während die Vakuolenwand unberührt bleibt, sie bewegen sich schon in der Mutterzelle sehr lebhaft und treten dann aus einer verquollenen Stelle der Wandung heraus. Die Produktion der Gameten wird nach Klebs am sichersten erzielt, wenn man Pflänzchen, welche auf feuchtem Substrat erzogen waren (Lehmkultur), in Wasser bringt; bei mittlerer Temperatur geht das sehr rasch vor sich, z. B. bei 20—26° in ca. 3 Stunden. Die Schwärmer besitzen zwei Cilien und kopulieren rasch und lebhaft unter gewissen Bedingungen (z. B. in Lehmkultur unter Wasser bei Tageslicht). Die Zygoten umgeben sich mit Membran und werden zu sternförmigen, abgeflachten Körpern (Fig. 173, *8*, *9*), welche eine längere Ruheperiode mit Austrocknen usw. überstehen können.

Die Gameten brauchen aber nicht zu kopulieren, z. B. hindert sie daran Eintragen in einen Tropfen Nährlösung; außerdem ist eine Erwärmung auf 26—27° ein absolut sicheres Mittel, um die Kopulation zu hemmen. Die so behandelten Gameten gehen indes nicht zugrunde, sondern sie umgeben sich mit Membran und werden zu Parthenosporen, welche sofort von den Zygoten unterscheidbar sind durch ihre kugelrunde, nicht sternförmige Gestalt (Fig. 173, *6*).

Die Parthenosporen vermögen sehr bald zu neuen Pflänzchen auszuwachsen, indem sie sich einfach strecken und vergrößern (Fig. 173, *7*), die Zygoten aber bedürfen einer längeren Ruheperiode, sie bilden im Licht Öl usw., vertragen das Austrocknen sehr gut und keimen dann ebenfalls direkt wie die Parthenosporen, d. h. ohne vorgängige Schwärmerbildung unter einfacher Sprengung der äußeren Membranschichten.

In den soeben geschilderten Entwicklungsgang können nun noch Gebilde eingeschoben werden, welche man meistens als Sporen bezeichnete, wir wollen sie Cysten nennen. Dieselben entstehen in Pflänzchen verschiedensten Alters aus mannigfachen äußeren Ursachen, speziell bei Austrocknung des Substrats, bei intensiver Besonnung teils durch Wasserverlust, teils durch Temperatursteigerung usw. Sollen Cysten gebildet werden, so teilt sich der plasmatische Wandbelag je nach Größe der Mutterpflanze in eine stark wechselnde Anzahl von Ballen, welche sich gegeneinander abrunden und sich später mit Membran umgeben (Fig. 173, *5, 10*). Bei dieser Ballung wird nur wenig Vakuolenflüssigkeit in die Kugeln aufgenommen, dagegen geht reichliches Plasma mit einem Teil des Chromatophors und einer Anzahl von Kernen in dieselben ein. Gerade letztere Tatsache aber hindert mich, diese „Sporen" mit denjenigen anderer Algen, z. B. den Aplanosporen von Ulothrix, Draparnaldia usw. in eine Linie zu stellen; ich sehe in ihnen nur eingekapseltes Plasma, das keineswegs einer einzelnen Zelle mit einem Zellkern entsprechen muß. Deshalb wähle ich hier wie in anderen Fällen das Wort Cyste.

Diese haben je nach den äußeren Bedingungen ein verschiedenes Schicksal. In der Regel werden die Faktoren, welche ihre Bildung veranlaßten (Austrocknung, Besonnung), weiter wirken, dann erhalten die Cysten eine derbe Membran und füllen sich mit Reservesubstanz. So stellen sie Hypnocysten dar. Ist das Licht mäßig hell, so bleiben diese grün, ist es sehr intensiv, so färben sie sich durch Hämatochrom rot. Die fraglichen Körper vertragen längeres Austrocknen ohne weiteres, bei Benetzung aber bilden sie — ob rot oder grün — Gameten mit den normalen, oben erwähnten Eigenschaften.

Kommen die Cysten alsbald nach ihrer Bildung wieder in relativ günstige Bedingungen, so wachsen sie entweder direkt zu neuen Pflanzen aus, oder sie bilden auch auf dieser Stufe schon Schwärmer (Gameten).

Erscheint der Entwicklungsgang von Protosiphon auch ziemlich bunt, so ist für mich doch kein Zweifel, daß alle angegebenen Stufen tatsächlich zusammengehören. Es handelt sich eben um ein amphibisches Gewächs, und solche sind ja häufig weit labiler als andere Pflanzen.

Protosiphon in die Verwandschaft der Protococcaceen zu bringen, hat bereits Klebs vorgeschlagen, sie an Phyllobium mit diesem Autor direkt anzuschließen, hindert mich die Einkernigkeit der einen, die Vielkernigkeit der anderen Form. Dagegen kann man sich wohl vorstellen, daß irgendwelche kugeligen Protococcen ihre Zellen vergrößerten, im Zusammenhang damit die Kerne vermehrten und das Chromatophor ausgestalteten, um endlich die farblosen Fortsätze als eine Anpassung an das Landleben zu entwickeln.

Eine Übergangsform könnte Schussnigs Sphaerosiphon sein. Die ziemlich großen, blasigen, ungefähr ovalen Zellen führen im Wandbelag zahlreiche kantig gegeneinander abgegrenzte Plattenchromatophoren mit je einem Pyrenoid. Über die Kerne wird nichts gesagt. Vermehrung durch ziemlich zahlreiche Aplanosporen.

Eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Protosiphon hat die Blastophysa rhizopus (Fig. 174). Reinke entdeckte sie in der Ostsee auf Hildenbrandtia und Basalscheiben von Dumontia, Huber fand sie dann an den bretonischen Küsten in Enteromorpha compressa. Die Alge lebt zwischen den Zellen der genannten Tange, ohne diese wohl wesentlich zu schädigen. Sie besitzt annähernd isodiametrische, oft fast kugelige grüne Zellen, welche nach außen Haare oder auch Haarbüschel entsenden. Die grünen Elemente sind meist durch farblose Zellen

miteinander verbunden. Diese letzteren sind es auch, welche für Verbreitung der Alge im Gewebe des Wirtes sorgen. Die grünen Zellen entsenden nämlich helle Fortsätze, welche an der Spitze zu einer neuen großen Zelle anschwellen. Die farblosen Verbindungen können aber auch fehlen, dann erzeugen die großen Zellen durch Sprossung andere, welche im direkten Zusammenhange mit der Mutterzelle bleiben. Grüne und farblose Zellen sind durch Zellulosewände gegeneinander abgegrenzt. Die Zellen sind vielkernig, die Chromatophoren zahlreich, aber nur vereinzelte führen ein Pyrenoid (vgl. Kap. Chromatophoren). Die grünen Zellen können zahlreiche vierwimperige Zoosporen bilden.

An Blastophysa rhizopus Rke. schließen sich Bl. polymorpha Kjellman und Bl. arrhiza Wille an, beiden fehlen die hyalinen Verbindungsfäden und der zweiten Form auch die Haare.

Aus den vorliegenden Untersuchungen läßt sich kaum schließen, ob man Bl. arrhiza von Bl. rhizopus ableiten solle oder umgekehrt.

Endophytische Formen, wie die unserige, systematisch unterzubringen, ist natürlich schwer, wir sehen denn auch, daß Reinke sie zu den Cladophoreen stellt, Huber dagegen zu den Chaetophoreen; letzterem stimmt Wille zu, nachdem er früher den Anschluß bei Valonia gesucht hatte. Brunnthaler wieder

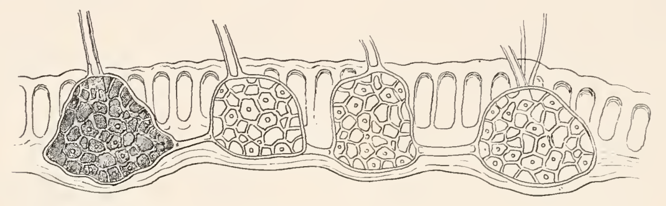


Fig. 174 n. Huber. *Blastophysa Rhizopus* im Gewebe von Enteromorpha.

versetzt sie zu den Siphoneen usw. Mir scheint neben Protosiphon immer noch der am wenigsten schlechte Platz zu sein. Da Klebs bei jener Gattung in der Kultur grüne Zellen durch farblose Fäden verbunden erhielt, läßt sich vielleicht einiges zugunsten meiner Meinung sagen.

Erwähnt sei hier auch Weber van Bosses parasitische Phytophysa Treubii, die wir unter den Parasiten ausführlicher behandeln. Ob sie zu Protosiphon in Beziehung steht, ist nicht so klar, vielleicht findet sie aber in dieser Familie vorläufig einen „Unterschlupf“.

Will man eine Definition für die Familie der Protosiphonaceen geben, so ist das unter den obwaltenden Umständen nicht gerade leicht. Das Wichtigste an der ganzen Gruppe ist die Vielkernigkeit der großen Zellen, die Netz- oder Plättchenchromatophoren, die vielfache Neigung zur Bildung von farblosen Fortsätzen, welche neue grüne Zellen erzeugen. Eine eigentliche Zweiteilung von Zellen existiert kaum, dagegen eine Vermehrung durch Sprossung und eine ausgiebige Bildung von Schwärmern, die sich bei Protosiphon als Gameten erweisen.

3. Scenedesmaceae.

Unter dem Namen Scenedesmaceae faßte ich in der ersten Auflage dieses Buches kosmopolitische Süßwasseralgen zusammen, die zum Teil (z. B. von Chodat) als Protococcaceen zum Teil als Pleurococcaceen (Wille u. a.) bezeichnet wurden. Ich wählte jenen Namen, um den viel

umhergeworfenenen Pleurococcus vulgaris Meneghini und seine nächsten Verwandten auszuschließen. Er paßte weder vermöge seines Zellenbaues noch auf Grund seiner Fortpflanzung in die Familie. Es handelte sich für mich um Gattungen, die an sich sehr verschiedenartig ausgestaltet sind, aber doch ontogenetisch oder phylogenetisch auf kugelförmige Zellen zurückgeführt werden können. Diese haben genau die gleichen Chromatophoren wie die niederen Protococcaceen, sie unterscheiden sich aber von diesen dadurch, daß sie ausschließlich unbewegliche Fortpflanzungszellen entwickeln, welche frei in der Mutterzelle entstehen. Ob eine derartige Trennung von den Protococceae der Verwandtschaft gerecht wird, steht dahin. Wir haben in beiden Abteilungen starke Anklänge bzw. Varianten im Bau der Chromatophoren, die völlig parallel gehen, derart, daß z. B. Chlorella und Chlorococcum ganz allein durch die Beweglichkeit oder Unbeweglichkeit der Tochterzellen unterschieden werden. So erhebt sich die Frage, ist das Chromatophor oder die Beweglichkeit das Entscheidende für die Beurteilung der Verwandtschaft? Eine bestimmte Antwort scheint mir augenblicklich kaum möglich. Wir halten, und ich ganz besonders, die Form des Chromatophors für annähernd konstant, wir legen auf die An- und Abwesenheit der Pyrenoide einen erheblichen Wert; aber wir haben noch keine genügenden Erfahrungen, ob beides in der Kultur nicht auf gewissen Entwicklungsstufen abgeändert werden könne. Manches deutet darauf sogar hin, aber entschieden ist eben nichts und solange müssen wir das Urteil aussetzen.

Chodat hat meine Scenedesmaceae in Coelastraceae umgetauft, im übrigen aber die Familie ungefähr in der Umgrenzung angenommen die ich ihr gab, gleichzeitig hat er Unterabteilungen geschaffen, die ich im Wesentlichen für zweckmäßig halte. Brunnthaler löst die Gruppe in eine Anzahl kleinerer Familien auf. Es ist nicht nötig darüber zu diskutieren, im Grunde stimmen alle überein. Für unsere Erörterung genügt es zu unterscheiden.

a) Chlorelleae mit kugeligen oder ellipsoidischen Einzelzellen, die kaum zu bestimmt geformten Verbänden zusammenschließen.

b) Eremosphaereae ebenso, aber mit besonders gestalteten Chlorophyllkörpern.

c) Scenedesmeae mit charakteristischer Verbindung der Einzelzellen zu Coenobien usw.

a) Chlorelleae.

Die typische Gattung ist Chlorella, Beijerinck stellte sie auf; man muß dazu die von Artari als Pleurococcus bezeichneten Arten rechnen, wie das auch Brunnthaler auf Grund meines Vorschlages tut. Chodat freilich hält die Artarischen Spezies für unzureichend beschrieben und stellt neue auf, die er in Reinkultur erzog.

Der Entwicklungsgang der Chlorellen ist nach den übereinstimmenden Angaben von Artari, Grintzesco, Chodat u. a. ein sehr einfacher. Die Zellen haben alle Kugelform, sie besitzen das krugförmige, fast kugelige Chromatophor, welches wir bereits für die Protococceen schilderten, mit Pyrenoid an der der Krugöffnung abgekehrten Seite. Der Zellkern liegt in der Zellmitte. Die Fortpflanzung erfolgt durch sukzessive Zweiteilung (Fig. 175). Die Tochterzellen umgeben sich rasch mit eigener Membran, sie liegen also völlig frei in der alten Zellhaut, entstehen ohne jede Verbindung mit dieser. Sie werden frei durch Aufreißen und Abstreifen (Fig. 175) oder aber durch sehr frühzeitige Verquellung und Zerstörung der Muttermembran.

Man sieht, daß die Entstehung der Tochterzellen genau mit der Zoosporenbildung bei Chlorococcum, Chlorochytrium usw. übereinstimmt, und deshalb glaube ich, es liegen hier auch einfach reduzierte Zoosporen — Aplanosporen (auch Autosporen genannt) vor. Solche werden ja ohnehin gelegentlich in der anderen Gruppe gebildet, und wenn Chlorella allein dastände, würde ich sie anstandslos den Protococcaceen einreihen Es geht aber von ihr eine Reihe spezifischer Formen aus, die man besser in eine besondere Familie bringen dürfte, eben mit Chlorella als Anfangsglied.



Fig. 175. *Chlorella vulgaris* n. GRINTZESCO.

Die Chlorellen können bei Eintrocknung des Substrats Dauerzellen (Akineten) von bekannter Form bilden.

Der Chlorella in der Fortpflanzung durchaus ähnlich, und deshalb vielfach nur als Untergattungen derselben betrachtet, sind Palmellococcus, Chloroideum, Aerosphaera. Bei den beiden ersten fehlt dem Chromatophor das Pyrenoid, bei der letzteren ist der Chlorophyllkörper wandständig und netzig durchbrochen, auch gefaltet usw.

Chlorella variegata und andere Arten, welche der Gruppe Palmellococcus zugezählt werden (BEIJERINCK, CHODAT) besitzen Rassen bzw. Formen, welche bei Kultur auf organicher Unterlage das Chlorophyll ganz oder teilweise einbüßen. (Nach LIESKE entstehen sie durch plötzliche Umwandlung.) Sie leiten hinüber zu KRÜGERS Prototheca, einer Gattung, die wie ein Teil der vorgenannten Arten in den Saftflüssen gewisser Bäume lebt. Die Zellen der Prototheca sind völlig farblos, leben demnach durchaus saprophytisch, vermehren sich aber genau wie Chlorella (s. a. NADSON).

Fig. 176. *1 Richteriella (Golenkinia) botryoides* n. SCHROEDER. *2—4 Kirchneriella lunaris* n. CHODAT. *5, 6 Chodatella Echidna* n. BOHLIN.

Als Micractinieen werden einige Gattungen (Golenkinia, Richteriella, Errerella usw.) zusammengefaßt, bei welchen die kugeligen Zellen mit langen Fortsätzen ausgestattet sind, ein Kennzeichen der Planktonalgen (Fig. 176). Die Borsten sind teils fest (Golenkinia u. a.) teils hohl (Richteriella, Errerella),

über ihre Entstehung finde ich keine Angaben. Die Fortpflanzung ist wie bei Chlorella. Im übrigen verweise ich auf CHODAT, BRUNNTHALER, LEMMERMANN, SCHMIDLE, CONRAD u. a.

Die Gruppe der Oocysteen hat keine runden, sondern längliche, ellipsoidische usw. Zellen. Von diesen ist wohl am besten durch WILLE Oocystis submarina untersucht. Die länglichen Zellen haben (Fig. 177, *1*) in der Jugend ein Chromatophor mit Pyrenoid, welches der Zellwand seitlich anliegt, später entstehen durch Teilung zwei Chlorophyllkörper und diese erhalten endlich Sternform, ohne aber dabei in die Mitte zu rücken. Die Zellwand hat an den beiden Enden mehr oder minder starke Verdickungen — Calotten; eine Erscheinung, die zwar nicht bei allen, aber doch bei vielen Oocystis-Arten, wenn auch modifiziert, wiederkehrt. Durch besondere Färbung kann eine mit radialen Streifen versehene Gallertschicht nachgewiesen werden (Fig. 177, *5*). Die Vermehrung erfolgt (Fig. 177, *2*) durch sukzedanen Zerfall meist in vier, zuweilen in mehr unbewegliche Zellen (Aplanosporen) die anfangs kugelig sind, aber sich bald zur normalen Form strecken. Die alten Zellwände bleiben lange erhalten, dehnen sich auch noch und so kommen ineinander geschachtelte „Kolonien" zustande. Auch hier sind Akineten bekannt. Sollen diese gebildet werden (Fig. 177, *6*), so schlüpft der Inhalt aus der alten Zellhaut aus und bildet eine eigenartig dreiseitige Zelle, welche eine derbe, etwas rauhe Haut erhält. So kann das Ganze ruhen und später bei der Keimung vier Oocystis-Zellen entwickeln.

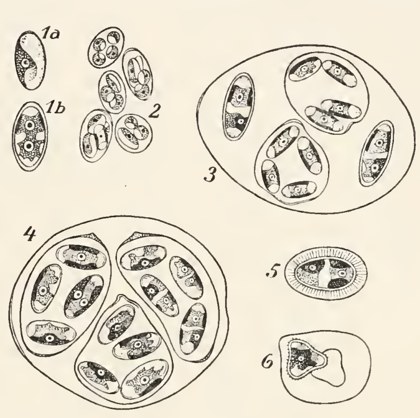


Fig. 177. *Oocystis submarina* n. WILLE. *1* vegetative Zellen. *2* Sporenbildung. *3*, *4* Kolonien. *5* Zelle mit Schleimhülle. *6* Bildung der Ruhezellen.

Die Akineten der Oocystis submarina wurden der Gattung Tetraëdron zugezählt, damit erheben sich erneut die begründetsten Zweifel, ob alles was Tetraëdron heißt wirklich zu dieser Gattung gehöre. Man wird aber kaum alle Tetraëdron-Arten kassieren, denn SMITH beschreibt ein Tetraëdron minimum, das er in Reinkultur zog. Die kantigen Zellen enthalten erst einen Kern, später erscheinen durch wiederholte Mitose acht, nun beginnt eine Aufteilung des Plasmas in Portionen, die zunächst mehrere Kerne enthalten und diese auch noch etwas vermehren; endlich wird alles so weit zerlegt, daß Autosporen mit je einem Kern zustande kommen.

In den über Tetraëdron waltenden Zweifeln zeigt sich die ganze Unsicherheit, welche im einzelnen noch bei den Chlorellaceen herrscht. Sie wird auch durch die Monographie von PRINTZ über Oocystis beleuchtet, die eine erhebliche Zahl von Arten streicht, welche BRUNNTHALER noch aufgeführt hatte.

Nicht fern von Oocystis steht wohl NÄGELIS Nephrocytium. Die Einzelzellen sind nierenförmig, lassen jedoch trotzdem das Glockenchromatophor mit Pyrenoid deutlich erkennen (Fig. 178). Die Vermehrung erfolgt wie

bei Oocystis, auch Einschachtelungen usw. kommen zur Beobachtung. Ourococcus (GROBÉTY) mit spindelig zugespitzten Zellen mag hier erwähnt sein, dann folgen die

Lagerheimieen (BRUNNTHALER) mit Chodatella (Fig. 176, *5, 6*), Bohlinia usw. (letztere nennen LANKESTER und SMITH Archerina bzw. Micractinium). Sie alle haben Stacheln auf der Zellhaut. Ich verweise auf die obengenannten Forscher und auf SCHILLER, der in Meringosphaera eine kieselschalige Form mit Stacheln beschreibt, deren Chromatophoren allerdings fast gelb erscheinen.

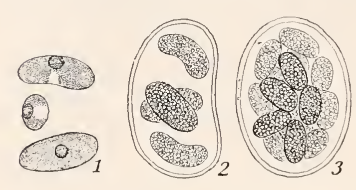


Fig. 178. *Nephrocytium* n. NÄGELI. *1* Einzelzellen in verschiedener Stellung. *2, 3* Vermehrung derselben.

An Oocystis kann man wohl auch Coccomyxa anschließen, sofern sie überhaupt in unsere Familie gehört. SCHMIDLE, WILLE, PETERSEN, ACTON, CHODAT, PASCHER u. a. berichteten über dieselbe, ohne sich im einzelnen einig zu sein. Die Zellen sind dünnwandig, haben ein Plattenchromatophor ohne Pyrenoid, das der Wand einseitig anliegt; sie sind etwas ungleichseitig, wenig gekrümmt. Die Teilungen verlaufen schräg. Die Zellen sind in Gallerte eingebettet, die ähnlich wie bei Gloeocystis geschachtelt sein dürfte. Vermehrung durch Aplanosporen. Angaben von ACTON über Zoosporen werden bezweifelt.

b) Eremosphaereae.

In den Verwandtschaftskreis der Chlorellaceae gehört auch wohl Eremosphaera viridis, die, nachdem sie DE BARY entdeckte, von CHODAT und MOORE

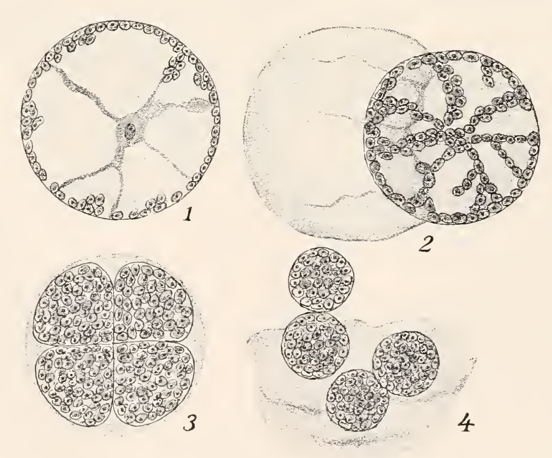


Fig. 179. *Eremosphaera* n. MOORE. *1* vegetative Zelle im Durchschnitt. *2* Häutung derselben. *3, 4* Bildung und Entleerung der Tochterzellen.

bearbeitet wurde. Die Alge lebt im Süßwasser,' sie stellt große unbewegliche Kugeln mit einer meist dünnen Membran dar, die sich freilich unter gewissen Umständen erheblich verdicken kann. Der Kern (Fig. 179, *1*) ist in

der Zellmitte suspendiert, an der Wandung liegen in bekannter Weise pyrenoidführende Chlorophyllkörper (Fig. 179, *1*), deren Form von den Autoren etwas verschieden angegeben wird. Nach CHODAT würde es sich um zahlreiche wandständige Platten von verschiedenen Umrissen handeln, welche Fortsätze gegen die Zellmitte entsenden.

Die große Zelle kann sich häuten (Fig. 179, *2*). Das Plasma, umgeben von der Innenschicht der Zellwand, schlüpft aus der äußeren Schicht heraus, nachdem diese geplatzt ist. Die Vermehrung erfolgt durch zwei bis vier unbewegliche Tochterzellen, welche durch sukzedane Teilung entstehen, sie werden ebenfalls durch Aufreißen der Muttermembran frei. Man mag diese Zellen als Aplanosporen bezeichnen, obwohl die Dinge nicht ganz klar liegen.

Diese kleinen Zellen können zu Ruhezellen werden.

Mehr fand MOORE nicht. CHODAT gab Palmellastadien und Zoosporen an, setzte aber später selbst ein Fragezeichen dahinter. Neuerdings zeigte SCHERFFEL, daß CHODAT die Gattung Asterococcus fälschlich in den Entwicklungsgang von Eremosphaera brachte.

MOORES Excentrosphaera erinnert sehr an Eremosphaera, sie bildet aber bei der Fortpflanzung zahlreiche Aplanosporen.

c) Scenedesmeae.

Die Scenedesmeen (Fig. 180) haben in der Lehre vom Pleomorphismus eine gewisse Rolle gespielt, denn von MEYEN bis auf CHODAT (in seinen älteren Arbeiten) sind ihnen allerlei Formen angedichtet worden, die ihnen nicht zugehören. Erst durch die Arbeiten von BEYERRINCK und SENN sind die Dinge geklärt, und mit diesen beiden Autoren stimmt auch CHODATS Schüler GRINTZESCO in den wesentlichsten Punkten überein; er hält nur CHODATS Angabe mit Recht aufrecht, wonach Dactylococcusähnliche Formen in den Entwicklungskreis des Scenedesmus hineingehören. CHODAT äußerst sich in seinen späteren Arbeiten auf Grund von Reinkulturen, die ihm früher nicht vorlagen, ähnlich.

Die Entwicklung der Scenedesmeen ist nach allem, was heute vorliegt, nicht gar so kompliziert. Scenedesmus (Fig. 180, 181) selbst (von BRUNNTHALER und SMITH, von letzterem auf Grund von Reinkulturen bearbeitet) besteht aus vier, gelegentlich aus acht an den Enden ausgezogenen Zellen, welche in einer Ebene zu einer Kolonie (Coenobium) bandartig vereinigt sind. Bei dem nahe verwandten Tetradesmus sind die vier Zellen des Coenobiums kreuzweise verbunden (SMITH). Trotz der abweichenden Umrisse läßt sich, ganz ähnlich wie bei Nephrocytium der Zellenbau auf den von Chlorella, ja auf Chlamydomonas u. a. zurückführen, besonders auf die Arten, bei welchen nach der Drehung des Zelleibes in der Hülle eine Querteilung stattfindet. Ein flacher Glockenchromatophor mit Pyrenoid liegt so, daß seine Öffnung der einen Längsseite der Zelle zugekehrt ist. Das Pyrenoid liegt der Öffnung gegenüber, vor dieser aber findet sich eine helle Plasmamasse mit dem Kern, der sonach im Äquator, — wenn der Ausdruck erlaubt ist — zur Beobachtung gelangt, aber immer gegen die Längswand verschoben ist (Fig. 180, *1*). Die Zellwand hat eine innere Zellulose- und eine äußere Pektin-Schicht. Letztere verquillt leicht und bildet auch die Gallerte, welche für den Zusammenhalt der Coenobien sorgen dürfte, indem sie alle Zellen außen überzieht. SENN hatte für Scenedesmus quadricauda angegeben, daß dessen Fortsätze (Fig. 180, *1*) aus Gallerte bestehen. PETERSEN hat die wohl aus Callose aufgebauten Gallertborsten näher beschrieben, sie gehen (Fig. 180, *9, 10*) von einer knopfartigen Verdickung

aus, sitzen meistens an den Spitzen der Zellen, können aber auch auf der Fläche derselben entspringen.

Fig. 180. Nach SMITH, PETERSEN u. SENN. *1—7* Kern- und Zellteilungen bei *Scenedesmus quadricauda*. *8* u. *9* Gallertborsten bei demselben. *10 Scenedesmus acuminatus* mit Gallertborsten. *py* Pyrenoid, *k* Kern.



Fig. 181. *1 Raphidium fasciculatum* n. CHODAT. *2—6 R. Braunii* n. ARTARI in verschiedenen Teilungsstadien. *7 R. Braunii* n. CHODAT.

Neue Coenobien entstehen durch Teilung der Plasmaleiber in allen Zellen. Die Wand hat daran keinen Anteil. CHODAT, SENN und vor allem SMITH untersuchten den Vorgang. Der Kern teilt sich erstmalig derart, daß seine Spindel zur Längsachse der Zelle annähernd parallel steht. Zwischen den beiden Tochterkernen, die nahe beisammen liegen (Fig. 180, *2*), hindurch trennt ein Spalt im Plasma die ganze Masse. Nun folgt eine weitere Teilung des Kernes in jeder Zelle (Fig. 180, *3*), die Spindel liegt senkrecht zur Längsachse der Mutterzelle; und gleich darauf trennen zwei Längsspalte im Plasma jedes Kernpaar (Fig. 180, *4*). Die Lage der aufeinanderfolgenden Spalten ist bei verschiedenen Arten etwas verschieden; es können schon zeitig Verschiebungen eintreten. Gemäß der Enstehung haben wir zwei Zellpaare (Fig. 180, *5*), die zunächst noch nackt sind. Jetzt verlängert sich über den Äquator hinaus das eine Zellenpaar gegen den einen, das andere gegen den anderen Pol der Mutterzelle. Teile der Zellen schieben sich aneinander vorbei bis sie den entgegengesetzten Pol berühren (Fig. 180, *6*).

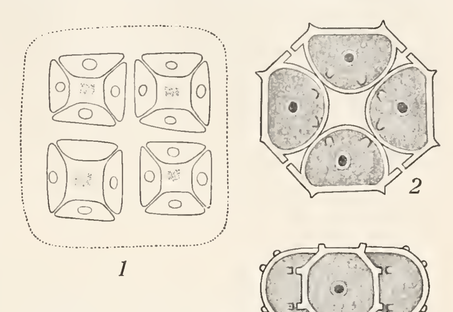


Fig. 182 n. SCHMIDLE aus BRUNNTHALER. *1 Crucigenia Tetrapedia. 2, 3 Tetrastrum alpinum* von der Fläche und von der Kante.

Dabei bleiben die Kerne an ihrem Platz, die jungen Zellen müssen wohl einseitig wachsen. Erst wenn die Streckung beendet, wird jede Tochterzelle mit eigener Haut umgeben. Das Aufreißen der alten Wand setzt die Tochterzellen in Freiheit und erst jetzt ordnen sie sich in der Bandform, die wir oben erwähnten.

Tetradesmus (SMITH) scheint mir (wie anderen Forschern) mit Scenedesmus nahe verwandt zu sein, obwohl die Zellen bei der letzteren in einer Ebene liegen, bei ersterer aber gekreuzt sind (s. oben). So kann es auch kein Bedenken haben, hier Formen anzuschließen, deren Zellen nicht immer so regelmäßig gegeneinander geordnet sind. Ich nenne zunächst Rhaphidium, das neuerdings Ankistrodesmus heißt. Wie Scenedesmus mag es auch an Nephrocytium anklingen. Dasselbe bildet meist lange, spitze, spindelförmige usw. Zellen mit platten- oder bandförmigem Chromatophor, das bei den meisten Arten des Pyrenoids entbehrt. Die Zellen teilen sich nach ARTARI sukzedan und meist der Quere nach in vier Tochterzellen (Fig. 181,

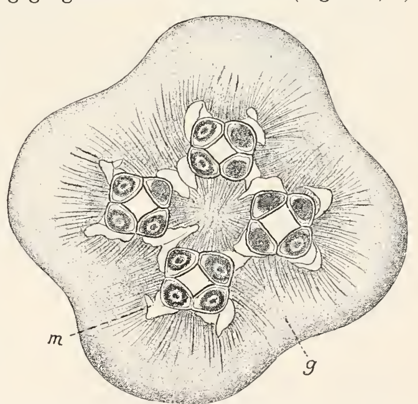


Fig. 183. *Staurogenia (Hofmania) Lauterbornii* Schmidle. *g* Gallerte, *m* Reste der mütterlichen Zellwand.

3, 4, 5). Diese schieben sich unter starker Verlängerung aneinander vorbei und fallen dann auseinander (Fig. 181, *6*), bei anderen Arten bleiben sie zu Bündeln vereinigt (Fig. 181, *1*) oder aber sie bleiben mit einem Ende in der aufgerissenen Muttermembran stecken und bilden Kolonien, die recht umfangreich werden, wenn der Vorgang sich wiederholt (Fig. 181, *7*). Kirchneriella, Selenastrum, Didymogenes, Actinastrum u. a. mögen hier unter Hinweis auf die Planktonliteratur erwähnt sein. Zusammenstellungen finden sich bei CHODAT und bei BRUNNTHALER (s. auch WEST und VIRET).

Nach einer anderen Richtung reihen sich an Scenedesmus Gattungen an, welche ihre Zellen ganz auffällig in eine Ebene verlagern. Crucigenia besteht aus Gruppen von vier Zellen, die meistens wieder zu mehreren (Fig. 182) miteinander kombiniert sind. Ähnlich ist es bei Hofmania (Staurogenia [Fig. 185] s. CHODAT, SCHMIDLE, SCHROEDER u. a.), auch bei Tetrastrum. Die Zellen erfahren jede eine Vierteilung, die Tochterzellen ordnen sich in der für ihre Art eigenen Weise und sprengen dann die Mutterzellhaut (Fig. 183), die häufig noch an ihnen hängen bleibt. Mehr oder minder reichliche Gallertmassen sorgen dafür, daß die Vierzellgruppen miteinander in Zusammenhang bleiben. Der Zellenbau bietet keine Abweichungen.

TEILINGS Tetralantos, dessen halbmondförmige Zellen durch die gesprengte Haut der Mutterzellen zusammengehalten werden, ohne Gallerte zu bilden, PASCHERS Marthea mit spindelförmigen durch einen Gallertfuß verbundenen Elementen erwähne ich hier, ohne Gewähr dafür, daß sie dauernd diesen Platz behalten werden, wenn andere Forscher sie nachprüfen.

G l o e o t a e n i u m, von TRANSEAU und vor allem von HUBER-PESTALOZZI untersucht, kann man an Oocystis anschließen, wie es jene Forscher getan, kann ihm aber vielleicht noch besser an dieser Stelle einen Platz schaffen. Kugelige Zellen vom Chlorella-Typ mit mäßig dicker Haut umgeben, liegen zu zweit oder zu viert in einer gemeinsamen Haut, die von der Mutterzelle herstammt. Zwischen den Einzelzellen bleibt Platz für Schleimmassen, die bei den zweizelligen Kolonien die Form eines Gürtels, bei den vierzelligen die Gestalt eines Kreuzes haben. Die Pflanze macht sie für den Beschauer leicht sichtbar durch Einlagerung großer Mengen von Kalziumkarbonat — sie erscheinen grau bis schwarz. An den beiden Enden der Kolonie liegen „Polkammern", welche ebenfalls mit Karbonat durchsetzt sind.

Jede Zelle einer solchen Kolonie kann sich innerhalb des Verbandes in zwei oder vier unbewegliche Zellen teilen und damit einem neuen Verband den Ursprung geben: die alten Häute werden gesprengt. Nicht selten verlassen die runden Zellen vor der Teilung die Genossenschaft und führen jene erst aus, wenn sie isoliert sind.

Dickwandige Zellen, die sich freilich nicht verfärben, dienen der Überwinterung. Autosporen, die in größerer Zahl in den Mutterzellen erscheinen sollen, sind nicht ganz sicher von allen Forschern anerkannt.

Vielleicht kann man an solche Formen das Dictyosphaerium anreihen, über welches BORZÌ, ZOPF, MASSEE, CHODAT und besonders SENN berichtet haben.

Dasselbe bildet mehr weniger große, fast kugelige Kolonien. In diesen sind die einzelnen Zellen von dicker Gallertmasse umgeben und außerdem durch Stränge miteinander verbunden (Fig. 184, *1*).

Die einzelne Zelle hat den Bau der Chlorellen. Die Gallerte zeigt nach SENN, dem ich überhaupt hier folge, feinradiale Streifung (Fig. 184), läßt aber keine Prismen oder Stäbchen erkennen. Sie wird von der Zelle ausgeschieden, nachdem die eigentliche Membran bereits gebildet war.

Die Verbindungsstränge werden aus der Entwicklung der Kolonie leicht verständlich. Die Mutterzelle teilt sich fast immer in vier, niemals in mehr Tochterzellen (Fig. 184, *2*). Diese werden dadurch frei, daß die Mutterzellmembran durch zwei über Kreuz gestellte Risse in vier Lappen zerfällt, welche nur noch an einer mittleren Stelle sternförmig zusammenhängen. Die vier Tochterzellen hängen locker an den Spitzen des Sternes und werden durch ihre inzwischen gebildete Gallerte auseinander gedrängt (Fig. 184, *3*, *4*). Mit diesem Prozeß kombinieren sich andere Verschiebungen, z. B. Drehungen der Sternstrahlen, sowie der an ihnen hängenden Zellen, die hier nicht weiter ausgeführt werden können und brauchen. Schließlich resultiert (Fig. 184, *4*) eine tetraedrische Anordnung der Tochterzellen, falls in der Kolonie Platz genug ist. Der Zusammenhang der größeren Kolonien wird in erster Linie durch den Schleim bedingt, weniger durch die Zellwandstrahlen. Auch hier hängt die Größe der Kolonien von Sauerstoffzufuhr und ähnlichen äußeren Bedingungen ab.

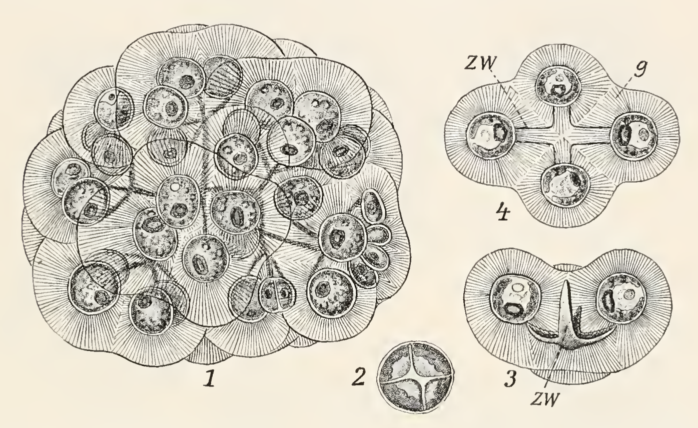


Fig. 184. *Dictyosphaerium pulchellum* n. Senn. *1* Ältere Kolonie. *2* Zelle in Teilung. *3* Gruppe von vier Zellen, seitlich. *4* dasselbe von oben. *g* Gallerte. *zw* alte Zellwand kreuzförmig gespalten.

Senn konnte in seinen zahlreichen Kulturen anderweite Fortpflanzungsorgane nicht nachweisen, Zopf und Massee dagegen behaupten Zoosporen bei Dictyosphaerium gesehen zu haben. Die Angaben werden vielfach bezweifelt. Mit Rücksicht auf die später zu erwähnenden Befunde an Sorastrum muß man aber doch wohl weiteres abwarten. Bis dahin bleibt die Stellung der Gattung, die übrigens auch an Chlorella erinnert (Chodat), zweifelhaft.

Das Endglied der Chlorella-Scenedesmus-Reihe bildet Coelastrum, eine typische Planktonalge. Sie wurde von Senn sorgfältig untersucht, Rayss studierte in der Kultur die Bedingungen, unter welchen die verschiedenen Formen dieser Alge auftreten. Wie der Name sagt, sind hier nicht wenige Zellen zu Hohlkugeln vereinigt. Der Zusammenhalt erfolgt bei Coel. proboscideum Bohl. dadurch, daß die Zellen mit armförmigen Fortsätzen aufeinander stoßen (Fig. 185, *1*, *2*), dagegen besorgen bei Coel. reticulatum (Dang.) Senn (Hariotina vgl. Chodat und Huber) eigenartige Gallertfortsätze auf der Zellwand die Verbindung (Fig. 185, *3*—*6*). Wie bei Scenedesmus findet sich auch bei Coelastrum eine Zellulosemembran, welcher

außen mehr oder weniger dicke Gallerte aufliegt. Diese ist bei Coel. reticulatum, wie Fig. 185, *6* leicht erkennen läßt, an einer bestimmten Zone der Zelle (annähernd in deren Mitte) zu einem Strahlenkranz ausgezogen. Der Zusammenhalt der Kolonie kommt dann dadurch zustande, daß die Gallertstrahlen verschiedener Zellen aufeinander stoßen. Das dürfte am leichtesten aus Fig 185, *5* ersichtlich sein, wo nur zwei Zellen auf diese Weise verbunden wurden. In größeren Kolonien muß natürlich die Gallertverbindung nach allen nebenliegenden Zellen der Hohlkugel hergestellt werden (Fig. 185, *3*, *4*).

Die einzelnen Zellen einer Kolonie haben den für Chlorella geschilderten Bau (Fig. 185, *9*). In den Kolonien sind sie so orientiert, daß das pyrenoidführende Ende nach außen schaut, die Öffnung des Krugchromatophors aber nach innen (Fig. 185, *3*, *5*).

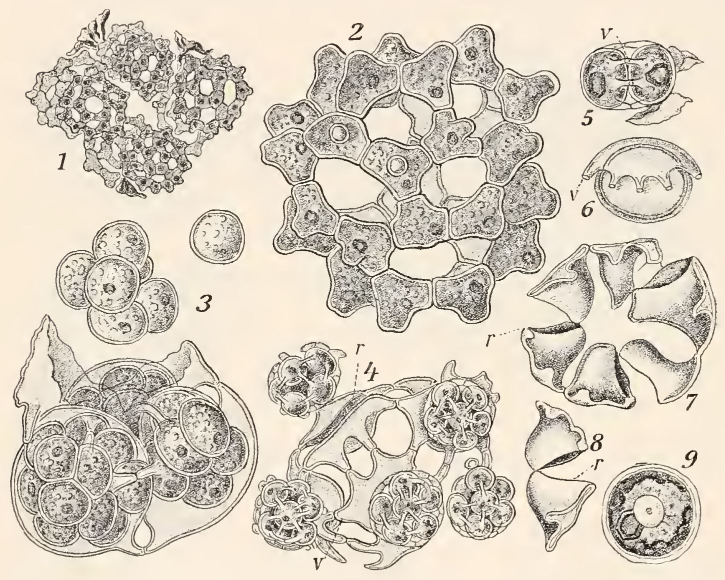


Fig. 185 n. Senn. *1*, *2* *Coelastrum proboscideum* Bohl. *3* *Coel. reticulatum* Senn, isolierte Zellen abgebend. *4* dasselbe; junge Kolonien, welche aus dem Riß (*r*) hervorgetreten sind. *5* dasselbe; zweizellige Kolonie, zeigt die Verbindungsfäden (*v*). *6* dasselbe; Zelle losgerissen, *v* Verbindungsfäden. *7*, *8* dasselbe; leere Zellhäute, welche deutlich den Öffnungsriß (*r*) zeigen. *9* *Coelastrum proboscideum*; Einzelzelle.

Die Fortpflanzung von Coelastrum erfolgt durch Teilung einer Zelle in 2—16 und mehr Tochterzellen, welche auch hier unbeweglich aber frei in der Mutterzelle liegen und aus dieser austreten. Der Austritt erfolgt durch einen Riß (Fig. 185, *3*), welcher u. a. bei Coel. reticulatum senkrecht zu dem Strahlenkranze der Gallerte erfolgt. Die alte Zellmembran klappt nach außen hin auf (Fig. 185, *4*, *7*, *8*). Da die jungen Kolonien häufig an der Mutterzelle hängen bleiben, entstehen auf diese Weise ganze Klumpen verschieden alter Coenobien (Fig. 185, *4*).

In die Verwandtschaft von Coelastrum gehört wohl auch KOFOIDS eigenartige Phytomorula; ein linsenförmiges, aus 16 Zellen aufgebautes Gebilde. Die Fortpflanzung ist unbekannt.

In ihren Kulturen konnten BEIJERINCK, ARTARI, SENN, GRINTZESCO, CHODAT, ANDREESEN, RAYSS, GROSSMANN, VISCHER u. a. bei den Scenedesmaceen mancherlei Abweichungen von dem nachweisen, was vorhin berichtet wurde.

Die Scenedesmuszellen kommen gelegentlich einzeln aus den Mutterzellen zum Vorschein und leben einzeln weiter, auch später können die Coenobien in Einzelzellen zerfallen. Unter anderen Umständen kommt eine Kettenverbindung zustande, wie sie Fig. 186, *4* wiedergibt. Das wäre an

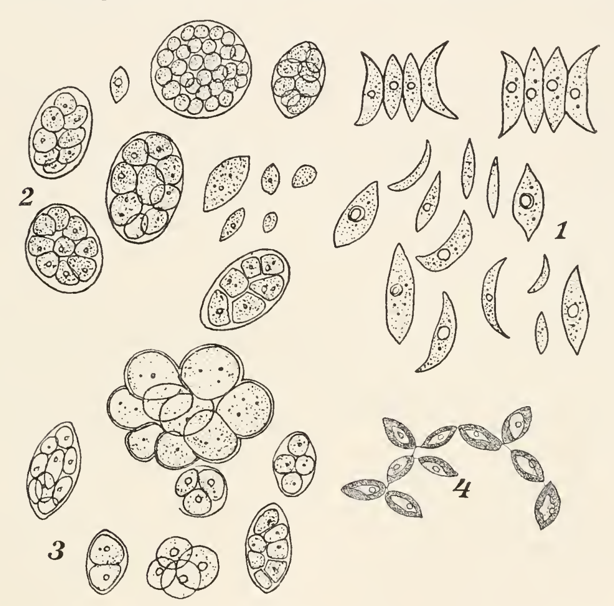


Fig. 186. *Scenedesmus obliquus* n. CHODAT u. ARTARI. *1* Coenobien und Einzellen. *2* u. *3* Aplanosporenbildung und Chlorella-ähnliche Zellen. *4* Dactylococcus-Stadium.

sich kaum bedeutungsvoll, ist doch bei den Diatomeen eine Auflösung der Bänder zu Zickzackketten nicht gerade selten. Allein GRINTZESCO schließt nun, daß die alte Gattung Dactylococcus aufzuheben und mit Scenedesmus zu vereinigen sei. Ich zweifle zwar nicht, daß die in Rede stehenden Stufen bei Scenedesmus vorkommen können, aber es wäre doch wohl noch einmal zu prüfen, ob es daneben nicht spezifische Dactylococcen gibt. PASCHER behandelt denn auch unter Keratococcus verschiedene sonst als Dactylococcus bezeichnete Arten, die einstweilen nicht sicher unterzubringen sind.

Rhaphidium zerfällt sehr leicht in Einzelzellen und auch die Coelastrum-Arten büßen ihre Coenobien ein. Bei Coel. reticulatum gehen die verbindenden Gallertarme verloren, oder sie fehlen schon beim Austritt der jungen Zellen aus der Mutter, und so bleiben jene dauernd isoliert. Bei

Coel. proboscideum u. a. geht ebenfalls die Verbindung der Zellfortsätze verloren und diese unregelmäßigen Zellen leben dann isoliert. Sie gleichen zum Teil der Gattung Polyedrium. Doch gilt hier auch das für Dactylococcus Gesagte.

Die Sache geht aber noch weiter. Bei der Bildung der Tochterzellen nehmen diese nicht die normale Form an, sondern verlassen als kugelige Gebilde die Mutterhaut. Das ist besonders bei Scenedesmus, Coelastrum usw. beobachtet. Überall haben die entstehenden Zellen genau den Bau von Chlorella. Diese chlorelloiden Stufen (Fig. 186, *2*, *3*) können ganz isoliert sein, aber auch sich zu Haufen usw. gruppieren. Sind die Bedingungen gegeben, so bilden die kugeligen Zellen längere Zeit hindurch immer wieder Chlorellastadien, andernfalls aber kehren sie in die Normalform zurück und wir finden z. B. bei Scenedesmus gegebenenfalls alle Übergänge von den letzteren zu jenen und umgekehrt. Nicht selten teilen sich die runden Zellen bereits zu einer Zeit, in welcher sie noch durch die Mutterzellhaut zusammengehalten werden (Fig. 186, *2*, *3*); dadurch kommen dann ineinander geschachtelte Coenobien zustande, die an Chlamydomonas einerseits, Coelastrum andererseits erinnern (Fig. 186, *2*). Die Zahl der Tochterzellen in den Kugeln ist oft ziemlich groß, gerade diese Fälle erinnern dann besonders an Chlorella, und ich habe kein Bedenken, jene als Aplanosporen genau wie bei dieser Gattung aufzufassen. Viele Forscher sprechen von Sporen schlechthin. Ob diese alle, die großen und die kleinen, immer gleichwertig seien, scheint mir noch nicht sicher, man denke nur an die Parthenosporen von Chlamydomonas.

Die kleinen Aplanosporen können zu Dauerzellen werden. Daneben erscheinen größere Ruhezellen. In den verschiedenen Gattungen speichern die chlorelloiden Zellen ohne sich sonst wesentlich zu verändern unter Rotfärbung Reservestoffe, dasselbe tun die spindelförmigen Zellen von Rhaphidium, ebenfalls ohne Gestaltsänderung usw. Diese Bildungen sind wohl Akineten; ein Abheben des Zellinhaltes von der Wand wird nicht angegeben. Bei Scenedesmus aber zieht sich nach PASCHER, der mir einige Skizzen freundlich übersandte, das Plasma von der alten Haut zurück und bildet eine neue zum Teil mit Fortsätzen versehene Wand. Ähnliche Zellen bilden sich nach einmaliger Teilung der Mutterzelle. WILLE fand ähnliches in seinen Kulturen und beobachtete normale Keimung zum Teil unter Bildung von Dactylococcusstadien; er beschreibt auch für Coelastrum solche Bildungen, die er Aplanosporen nennt, ob mit vollem Recht, mag dahingestellt sein.

Nicht alle Gattungen bilden gleichmäßig die oben beschriebenen abweichenden Zellen; auch Arten desselben Genus können verschieden reagieren, z. B. dürften nicht alle Scenedesmus-Arten die Dactylococcus-Stufe hervorbringen.

Formative Reize lösen, das ist wohl klar, die verschiedenen Gestalten aus, immerhin bricht sich die spezifische Eigenart trotz aller Einwirkungen von außen immer wieder Bahn. Was aber die Außenwelt, was die Eigenart der Spezies im Einzelfalle für eine Entscheidung trifft, das ist ungemein schwer zu sagen, denn die Versuchsergebnisse der schon oben genannten Forscher wie auch die von HOFFMANN-GROBÈTY, VISCHER, GROSSMANN u. a. geben keineswegs ein einheitliches Bild. Mögen auch mancherlei Fehlerquellen die Resultate beeinflußt haben, zumal in den älteren Schriften, so schauen auch in den neueren die Resultate noch so bunt drein, daß eine Wiedergabe hier nicht wohl möglich ist. Einen Einfluß üben die Jahreszeiten, der Sauerstoffgehalt, anorgan. Salze und Säuren in verschiedenen

Konzentrationen, endlich organische Substanzen der verschiedensten Art, also z. B. Eiweißstoffe, Kohlehydrate usw.

Es ist einstweilen kaum zu sagen, in welcher Häufigkeit die in der Kultur erzogenen Zellen auch im Freien auftreten, immerhin wird man annehmen dürfen, daß die normalen Zellen und Coenobien die üblichen Formen sind, unter welchen uns die Algen zumal im reißend vermehrten und fast plötzlich erzeugten Plankton begegnen.

Bei den Chlorella-ähnlichen Stadien handelt es sich offenbar um einen Rückschlag. Es ist nicht schwer, sich vorzustellen, daß die Scenedesmaceen eine Weiterentwicklung der Chlorellen darstellen, die leicht zur Ausgangsform zurückkehren. Einen Pleomorphismus möchte ich das nicht nennen, ich habe deshalb auch mancherlei Bezeichnungen vermieden, die CHODAT gern anwendet.

Verwandtschaften.

Die Chlorellen leiten sich direkt von den niedersten Protococcaceen (Chloro- Cystococcus u. a.) her. Schon bei diesen ist die Neigung zur Aplanosporenbildung häufig eine große, bei unserer Gruppe ist sie derart entwickelt, daß andere Fortpflanzungsarten dagegen ganz in den Hintergrund treten. Sind bei den Chlorellen die Zellen noch kugelig, so werden sie bei den Micractinien, den Oocysteen usw. spezifisch ausgestaltet und dem entspricht auch die Ausbildung der besonders geformten Zellen schon in der Mutterzelle. Eremosphaera weicht durch seinen Chromatophorenbau ab, kann aber doch wohl neben Chlorella gestellt werden. Bei Scenedesmus haben wir ebenso wie bei Rhaphidium, Staurogenia, Crucigenia, Coelastrum usw. die Fortentwicklung zu Coenobien, wobei die letztgenannte Gattung das Endglied darstellt. Das fast überall wieder hervortretende Glockenchromatophor, die Rückkehr zu Kugelformen, die isoliert von Chlorella kaum oder gar nicht zu unterscheiden sind, weisen deutlich genug auf den Anfang der ganzen Familie hin, die ja eine auffallende Anpassung an das Planktonleben zu erkennen gibt.

4. Hydrodictyaceae.

Zur Familie der Hydrodictyaceae sind zu zählen: Hydrodictyon und Pediastrum einerseits, Euastropsis und Sorastrum andererseits. Es sind Schwebealgen des Süßwassers von welchen die meisten Vertreter kosmopolitisch sind; nur Euastropsis wurde bislang an wenigen Orten beobachtet.

Hydrodictyon (von PRINGSHEIM, KLEBS, ARTARI, TIMBERLAKE, HARPER, YAMANOUCHI u. a. in neuerer Zeit studiert) ist seit Ende des 17. Jahrhunderts den Botanikern bekannt (vgl. ARTARI) als ein schlauchförmiges, geschlossenes Netz von erheblicher Größe (10—20 cm Länge). Das Netz wird durch recht große, bis 1 cm lange zylindrische Zellen gebildet, welche zu drei bis vier an ihren Enden zusammenstoßen und entsprechend große Maschen zwischen sich lassen. Fig. 187, *1*, *2*, gibt ein Bild davon. YAMANOUCHIS Hydrodictyon africanum weicht ein wenig ab.

Im Gegensatz dazu bildet Pediastrum (BRAUN, COHN, ASKENASY, PETERSEN, HARPER, NITARDY) relativ kleine, einschichtige Scheiben, deren Randzellen meistens Fortsätze tragen (Fig. 189). Die Zellen schließen eng zusammen oder lassen mäßig große Lücken zwischen sich.

Euastropsis (LAGERHEIM) ist nur zweizellig, die Zellen hängen mit einer geraden Kante zusammen, an den freien Enden sind sie mit zwei Fortsätzen versehen.

Sorastrum (Nägeli, de la Rue, Chodat, Bohlin, Probst) besitzt halbmondförmige Zellen, welche von einem gemeinsamen Zentrum ausstrahlen; mit diesem sind sie durch Gallertfüße vereinigt (Fig. 190).

Die einzelnen Zellen aller Arten besitzen eine Zellulose-Membran, welche von einer Cuticularschicht — wohl aus Pektin bestehend — überdeckt ist. Bei Pediastrum (Fig. 189) fand Petersen lange Gallertborsten (aus Callose?) welche den peripheren Zellfortsätzen büschelweise aufsitzen;

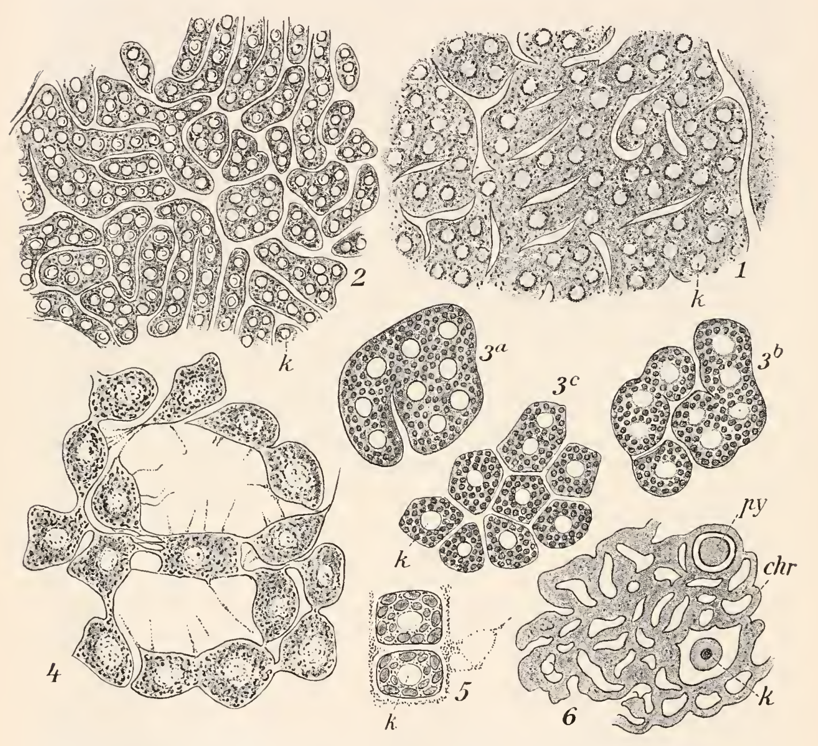


Fig. 187. Schwärmerbildung bei *Hydrodictyon* n. Klebs. *1—5* Sukzedane Zerlegung des Plasmawandbelages. *6* Stück eines Chromatophors aus einer wachsenden Zelle. *k* Kern. *chr* Chromatophor. *py* Pyrenoid.

aber auch an den Vereinigungszellen inmitten der Platte entspringen. Lemmermann gibt wohl irrtümlich an, daß es sich um Plasmafäden handle.

Im Innern der Zellen liegt eine große Zentralvakuole und im Wandbelag findet sich bei Hydrodictyon utriculatum ein großes mantelförmiges Chromatophor vom Netztypus der Oedogonien, mancher Chladophoren usw. (S. Kap. Chromatophoren). Bei mangelhafter Ernährung sind nach Klebs die Maschen des Netzes sehr weit, die Chloropyllstreifen schmal, bei guter Ernährung dagegen werden diese breit, und schließlich kann der Habitus

eines Netzes ziemlich verloren gehen, weil in dem grünen Zylinder nur noch relativ enge Spalten und Löcher übrig bleiben. Von Interesse ist die weitere Wahrnehmung, daß sehr gut ernährte Zellen im Innern des ursprünglichen Chromatophornetzes noch ein zweites ausbilden, welches dem ersten parallel liegt und mit ihm durch Netzfasern verbunden ist, ja es können noch weitere Komplikationen eintreten, bezüglich deren ich auf KLEBS verweise.

Das Chromatophor von Hydrodictyon utriculatum beherbergt zahlreiche Pyrenoide, dasjenige von Pediastrum weist, wie es scheint, nur ein solches Organ auf, im übrigen herrscht über das Chromatophor der letzteren Gattung im erwachsenen Zustande keine volle Klarheit. In beiden Fällen tritt neben der Pyrenoid- noch reichliche Stromastärke auf.

In ganz jungen Netzzellen von Hydrodictyon zeigt das ursprünglich plattenförmige Chromatophor, das schon sehr zeitig ein Pyrenoid erkennen läßt, nach ARTARI sehr bald lappige Umrisse, einzelne Lappen konvergieren und verwachsen miteinander. So resultiert eine Art Gürtel in der Zellmitte, etwa wie bei Sphaeroplea, und von diesem erstrecken sich dann Auswüchse in der Richtung der Zellenlängsachse, welche sich seitwärts unter Vermittelung kleinerer Fortsätze netzig vereinen. Auch bei Pediastrum sah ASKENASY in den jugendlichen Zellen lappige Chromatophoren.

Für Hydrodictyon africanum beschreibt YAMANOUCHI zahlreiche kleine Plattenchromatophoren. Einige davon bilden Pyrenoide, in den anderen tritt Stärke ohne die ersteren auf. Das erinnert an Cladophora, für welche ja (bei gewissen Arten) ebenfalls Plastiden mit und ohne Pyrenoid nachgewiesen sind.

Die Kerne, in den jüngsten Zellen in Einzahl vorhanden, vermehren sich später sehr rasch. Sie liegen dem Chromatophor innen an (vgl. Cladophora) und sind nicht selten durch die Lücken desselben sichtbar.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung erinnert an diejenige vieler Protococcaceen oder Scenedesmaceen insofern als auch bei den Hydrodictyaceen niemals einfache Zweiteilung der Zellen einsetzt, vielmehr entstehen, das ist besonders bei Hydrodictyon deutlich (Fig. 188, *1*), junge Familien in toto in beliebigen oder in allen Zellen der alten, und werden erst auf einer ziemlich späten Entwicklungsstufe selbständig. Das alles spielt sich ab unter Vermittelung von Zoosporen, die aber niemals frei werden.

Soll bei Hydrodictyon die Bildung der Schwärmer beginnen, so werden alle Vorsprünge usw. der Chromatophoren eingezogen, Pyrenoid- und Stromastärke verteilt sich gleichmäßig und die Pyrenoide selbst entschwinden nach KLEBS der Beobachtung. Sie werden aufgelöst, so muß man in Übereinstimmung mit den Beobachtungen von SRASBURGER, BERTHOLD, SMITH an anderen Objekten annehmen. Während dieser Zeit wird das Plasma schaumig und es kommt eine trübe Masse zustande, durch welche das Chromatophor hindurchschimmert. Die Kerne haben sich auf mitotischem Wege vermehrt und schauen als helle Flecke durch die Maschen des Chlorophyllkörpers hervor. Alles das liegt in einem dicken Plasmamantel nahe der Zellwand, die Mitte wird von einer großen Vakuole eingenommen. Nunmehr treten im Protoplasma ganz unregelmäßige Spalten auf, welche das Chromatophor in Stücke zerlegen und regelmäßig bandförmige oder breit plattenartig gestaltete Streifen herausschneiden (Fig. 187, *1*, *2*). Diese Stücke werden dann weiter zerfällt, bis Häufchen von mehr oder weniger regelmäßigen Umrissen entstanden sind (Fig. 187, *3*), die je einen Kern enthalten. Die Spalten aber sind niemals vollständig, deshalb erscheinen die einzelnen Teilstücke noch überall durch Plasmabrücken miteinander verbunden (Fig. 187, *4*). Die Risse durchsetzen auch niemals die ganze

plasmatische Wandschicht, sie machen vielmehr vor der äußeren wie auch vor der inneren Hyaloplasmalage halt. So werden also die erwähnten einkernigen Häufchen aus der Mittelschicht des Plasmas herausmodelliert. Ist das geschehen, so schwellen die einzelnen Ballen etwas auf und werden dadurch polygonal gegeneinander gepreßt (Fig. 187, *3*, *5*). Besonders auf diesen Stufen sieht man, daß erhebliche Plasmareste übrig bleiben, welche

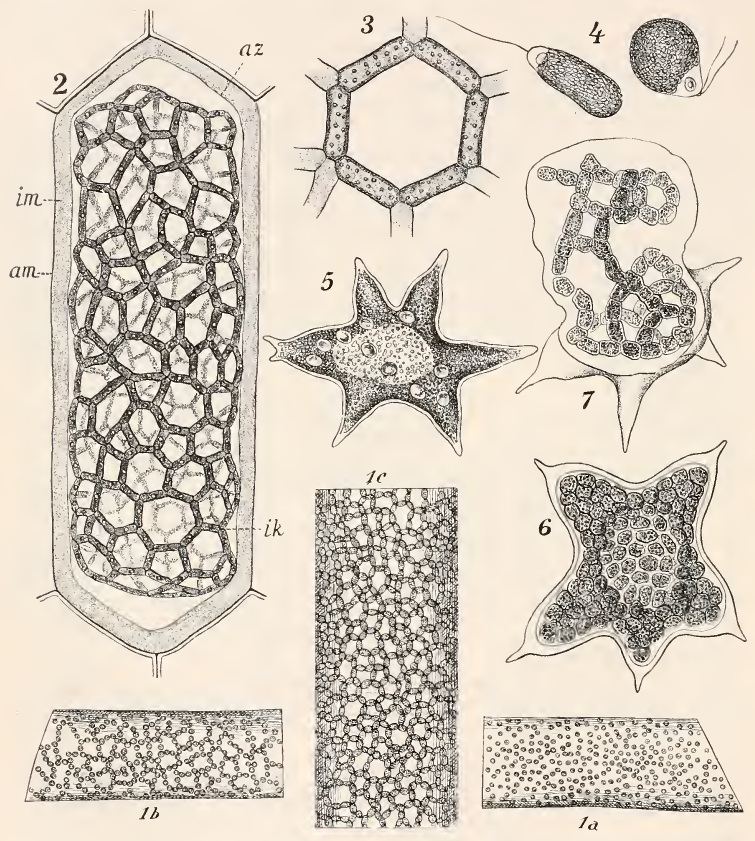


Fig. 188. *Hydrodictyon utriculatum* n. Klebs, Pringsheim u. Harper. *1* Zoosporenanordnung. *2* Junges Netz, noch in der Mutterzelle liegend. *3* Stück desselben. *4* Schwärmer, aus der Zygote entstanden. *5* Dauerzelle (Polyeder). *6* Teilung in derselben. *7* Netzbildung aus derselben. *az* alte Zelle, *ik* junge Kolonie, *im* innere, *am* äußere Membranschicht.

nicht in die Ballen eingehen (Periplasma). Jene aber sind nichts anderes als die Anlagen der Schwärmer, die nun vollends zu solchen ausgestaltet werden indem sie Geißeln, ein helles Vorderende usw. erhalten, wie das auch sonst üblich ist. Nach Klebs sollten sich die gebildeten Zoosporen nur leise zitternd bewegen, Timberlake und Harper aber geben folgendes

an: Nachdem die Zoosporen fertig gestellt sind, kontrahirt sich der ganze Inhalt der Mutterzelle zu einem in der Mitte derselben verlaufenden Schlauch. Dann aber lösen sich die Schwärmer aus dem Schlauch los, rücken gegen die Peripherie vor, um sich an dieser hemmungslos hin und her zu bewegen (Fig. 188, *1a*). In der Mitte der Zelle bleibt eine Masse zurück,

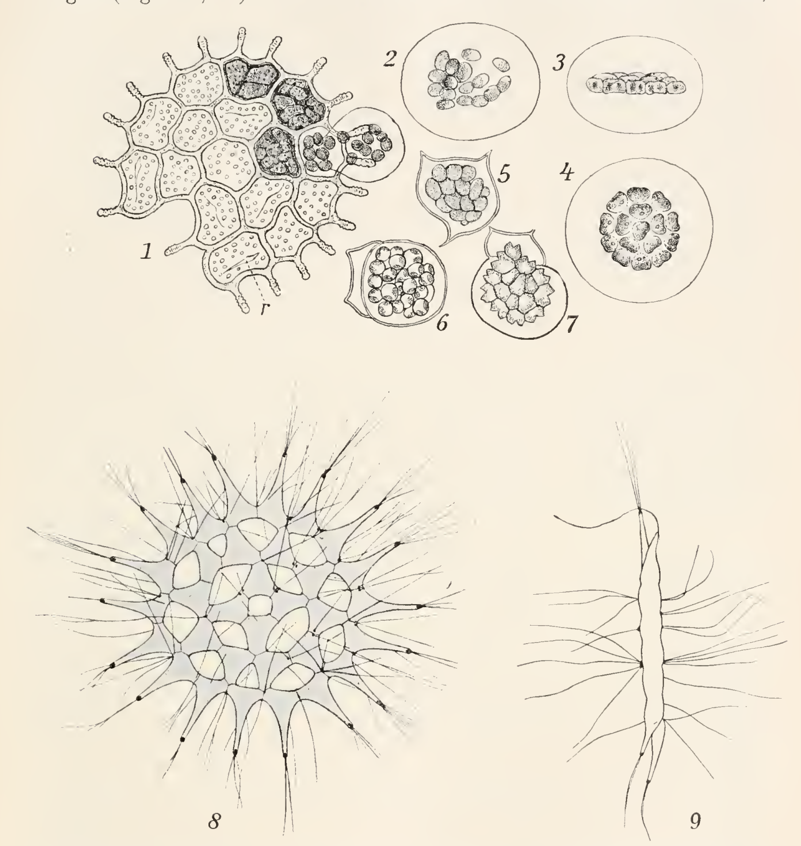


Fig. 189 n. ALEX. BRAUN, ASKENASY u. PETERSEN. *1—4 Pediastrum granulatum*; Plattenkolonie und Neubildung derselben. *5—7 Ped. Boryanum*; Polyeder und deren Keimung. *8 Ped. simplex* von der Fläche. *9* Dasselbe von der Kante mit Gallertborsten. *r* Riß zum Austritt der Zoosporen.

die wohl in der Hauptsache den Rest des nicht verbrauchten Plasmas darstellt. Nach einiger Zeit ordnen sich die Schwärmer in der Mutterzelle in ungefähr gleichen Abständen und bilden ein Netzwerk (Fig. 188, *1b c*), wobei sie sich mit den Flanken berühren, während das geißeltragende Vorderende gegen die Zellmitte zeigt. HARPER glaubt, daß infolge eines Reizes die Stellen welche nicht miteinander in Kontakt sind, stärker wachsen als

die berührten. So würde das junge Netz entstehen, das zunächst noch in der Mutterzelle eingeschlossen ist (Fig. 188, 2). Befreit wird es aus dieser durch völliges Aufquellen der inneren Membranschicht der Mutterzelle; die Außenschicht der letzteren quillt nicht, sondern löst sich cuticulaartig in Lappen ab. Nunmehr wächst das Netz zu normaler Größe heran, die Einzelzellen vergrößern sich um das vielfache.

Pediastrum, von Smith eingehender untersucht, und abgebildet, verhält sich in allen wesentlichen Punkten gleich. Die jüngsten Zellen sind naturgemäß einkernig, in dem Maße aber als sie heranwachsen, erhalten sie 32, 64, ja 128 Kerne. Die Zoosporen entstehen ebenfalls durch sukzedane Zerschneidung größerer Plasmaklumpen, aber sie werden durch einen Riß in der Haut nach außen entleert. Dabei bleiben sie in eine zarte Blase eingehüllt und ordnen sich in dieser zur Scheibe. Harper suchte die Gesetze klarzulegen, nach welchen jeweils die Anordnung der Zellen in den Scheiben erfolgt, auch suchte er die Beziehungen der Untergattungen und Arten zueinander klarzulegen (Fig. 189).

Euastropsis bildet 2—32 Zoosporen wie Pediastrum, diese aber legen sich in der Blase nur paarweise zusammen, ja es kommt vor, daß sie völlig isoliert bleiben. Aber auch bei dieser Art erlangen die Tochterfamilien (wenn man noch von solchen reden darf), ihre Normalform schon zu der Zeit, in welcher sie noch eingeschlossen sind.

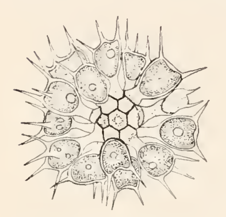


Fig. 190 nach Bohlin aus Brunnthaler, *Sorastrum*.

Über Sorastrum liegt bislang nur eine kurze Mitteilung von Probst vor. Danach füllen sich die Zellen mit Reservestoffen, wachsen und liefern dann zahlreiche Zoosporen, diese treten, wieder in eine Gallertblase eingehüllt, aus der Mutterzelle aus und legen sich dann zu 4, 8, 16 oder 32 mit den farblosen Mundenden zusammen. Diese scheiden alle einen Gallert- bzw. Zellulosestiel aus, während die Zellen selber zur normalen Form heranwachsen (Fig. 190).

Nach Chodat und Ström können einzelne Zellen der Pediastrumscheibe sich abrunden, sich mit Reservestoffen füllen und damit den Charakter von Akineten annehmen, außerdem kommt es vor, daß die zu Zoosporen bestimmten Plasmaballen unbeweglich bleiben. Sie stellen dann Aplanosporen dar, die ebenfalls zu neuen Kolonien („Autokolonien") werden können.

Zwecks geschlechtlicher Fortpflanzung werden in einer Schlauchzelle des Hydrodictyon oder in den Scheibenzellen von Pediastrum zahlreiche recht kleine gleichgestaltete Gameten gebildet, diese sind lebhaft beweglich, sie schlüpfen auch in bekannter Weise durch eine bestimmt umschriebene seitliche Öffnung in der Membran ins Freie hinaus. Die Gameten haben zwei Cilien, überhaupt die bekannte Form, sie kopulieren regelrecht — bei Hydrodictyon auch dann, wenn sie aus der gleichen Mutterzelle stammen — und liefern nach kurzer Zeit Hypnozygoten. Die Gameten können nach Klebs auch ohne Kopulation runde Zellen bilden, doch ist deren Schicksal unsicher.

Nach einer Ruhezeit von einigen Monaten beginnen die Hypnozygoten von Hydrodictyon nach Pringsheim langsam zu wachsen. Das kann mehrere Monate dauern, und in dieser Zeit vermögen die fraglichen Zellen vorübergehend ohne Schaden einzutrocknen.

Endlich aber gehen aus ihnen durch sukzedane Teilung zwei bis vier, auch wohl fünf Schwärmer hervor — Zoosporen —, welche, mit einer (?) oder zwei Cilien (nach PRINGSHEIM) versehen, sich lebhaft bewegen. Diese Zoosporen sind relativ groß (Fig. 188, *4*). Sie kommen bald zur Ruhe und erhalten Membran, aber die entstehenden Zellen sind nicht rund, sondern (Fig. 188, *5*) ganz unregelmäßig mit vorspringenden Zacken usw. versehen. Letztere sind ursprünglich wohl alle hohl, die feinsten unter ihnen aber werden ähnlich wie die Stacheln der Desmidiaceen durch Zellulosemassen ausgefüllt.

PRINGSHEIM nannte diese Zellen Polyeder, weil sie der alten Gattung Polyedrium sehr ähnlich sehen, und es ist auch zweifellos, daß sie in dieser Gattung aufgeführt wurden. Ob deshalb die ganze Gattung zu streichen sei, ist damit nicht gesagt (s. CHODAT).

Unter günstigen Bedingungen wachsen die Polyeder sehr bald zu größeren Zellen heran, ohne wesentlich ihre Gestalt einzubüßen. Immer ähnlicher werden Chromatophoren und Pyrenoide denen der Mutterpflanzen. Schließlich erfolgt (Fig. 188, *6*) wiederholte Teilung — Schwärmerbildung — und endlich tritt ein kleines Netz aus der aufreißenden derben Stachelmembran hervor (Fig. 188, *7*).

Nach ASKENASY gehen auch die Kolonien von Pediastrum aus Polyedern hervor (Fig. 189, *5*, *6*). Da der gleiche Autor auch die Gametenkopulation und die Hypnozygoten beobachtete, kann man nicht zweifeln, daß die bislang noch vermißten großen Zoosporen ebenfalls vorhanden sind.

KLEBS konnte zeigen, daß die verschiedenen Modalitäten der Fortpflanzung bei Hydrodictyon von der Außenwelt im hohen Maße abhängig sind. Genaueres darüber wird in einem späteren Abschnitte mitgeteilt werden, hier sei nur betont, daß jede Schlauchzelle Zoosporen oder Gameten erzeugen kann. Welche von beiden Schwärmerformen auftritt, das bestimmt die Außenwelt.

Die Hydrodictyaceen klingen in mehr als einer Beziehung an die Scenedesmaceen an, sie aber mit ihnen zu vereinigen, wie das mehrfach geschieht, dürfte kaum angängig sein. Die Vielkernigkeit, der Chromatophorenbau und die Zoosporen verhindern das.

Mir scheint, die Vertreter unserer Familie stellen einen durch das Planktonleben fortentwickelten Protococcaceen-Typus dar. Das Chromatophor hat sich in besonderer Weise ausgestaltet, und wie das vor sich gegangen ist, dafür gibt die Ontogenie hinreichende Anhaltspunkte. Die Vermehrung der Kerne ist leicht verständlich, und die Verkettung der Zoosporen leistet das ihre für Herstellung schwimmender Familien, die ohne das kaum möglich wäre. Die Bewegungsfähigkeit der Zoosporen ist offenbar im Rückgange begriffen, ja sie kann bei Pediastrum in der Kultur unterdrückt werden.

Vorläufig wage ich nicht zu entscheiden, ob die Hydrodictyaceen von Coelastrum oder umgekehrt dieses von jenen herzuleiten sei oder ob nicht beide auf eine einfachere Basis zurückgehen.

Literatur.

ACTON, ELIZ., Coccomyxa ellipsoidea a new member of the Palmellaceae. Ann. of Bot. 1909. **23**, 573.
ANDREESEN, H., Beitr. zur Physiologie von Scenedesmus acutus Meyer. Diss. Kiel 1913.
ARTARI, AL., Untersuchungen über Entwicklung und Systematik einiger Protococcoideen. Diss. Basel 1892. Auch: Bull. soc. impér. des naturalistes de Moscou 1892.
—, Zur Entwicklungsgeschichte des Wassernetzes. Hydrodictyon utriculat. Roth. Ebenda 1890. Nr. 2.
ASKENASY, Über die Entwicklung von Pediastrum. Ber. d. d. bot. Ges. 1888. **6**, 127.
BEIJERINCK, W., Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien usw. Bot. Ztg. 1890. **48**, 725.
BOHLIN, K., Zur Morphologie und Biologie einzelliger Algen. Öfversigt af Kgl. Vetensk. Akad. Förhandlingar 1897. Nr. 9, S. 507.
—, Algen der 1. REGNELL'schen Expedition. I. Protococcoideen. Bihang till. K. sv. Vet. Akad. Handl. 1897. **23**, 3. Nr. 7.
BORZÌ, A., Dictyosphaerium Naeg. Ber. d. d. bot. Ges. 1894. **12**, 248.
BRAUN, AL., Erscheinungen der Verjüngung in der Natur. Freiburg 1849.
—, Algarum unicellularum genera nova et minus cognita. Leipzig 1855.
BRISTOL, B. M., On the life-history and cytology of Chlorochytrium grande, sp. nov. Ann of Bot. 1917. **31**, 107—126.
—, A review of the genus Chlorochytrium Cohn. Journ. Linnean Soc. 1920. **45**, 1—28.
BRUNNTHALER, J., Die systematische Gliederung der Protococcales. Verh. d. k. k. zool. bot. Ges. Wien 1913. **63**, 76.
—, Systematische Übersicht über die Chlorophyceen-Gattung Scenedesmus Meyer. Hedwigia 1913. **53**, 164.
—, Chlorophyceae II. in PASCHERS Süßwasserflora.
CARLSON, G. F. W., Über Botryodictyon elegans Lemm. und Botryococcus Braunii Kütz. Botaniska Studier tillägnade F. R. Kjellman 1906. S. 141.
CHODAT, R., Über die Entwicklung der Eremosphaera viridis de By. Bot. Ztg. 1895. **53**, 137.
—, Algues vertes de la Suisse 1901.
—, et HUBER, J., Recherches expérimentales sur le Pediastrum Boryanum. Bull. soc. bot. Suisse 1895. **5**, 1.
—, Golenkinia genre nouveau des Protococcoidées. Journ. de bot. 1894. **8**, 305.
—, Matériaux pour servir à l'histoire des Protococcoidées. Bull. de l'Herb. Boiss. 1894. **2**, 505.
—, Sur le genre Lagerheimia. N. Notarisia 1895. **2**, 86.
—, Étude de Biologie lacustre. Bull. de l'Herb. Boiss. 1897, **5**, 296.
—, Sur trois genres nouveaux de Protococcoidées et sur la florule planktonique d'un étang du Danemark. Ebenda 1900. Nr. 17, 1—10.
—, Algues vertes de la Suisse. Berne 1902.
— et MALINESCO, O., Sur le polymorphisme du Scenedesmus acutus. Bull. de l'Herb. Boiss. 1893. **1**, 184.
—, Sur le polymorphisme du Rhaphidium Braunii et du Scenedesmus caudatus. Ebenda 1893. **1**, 640.
— et HUBER, Sur le développement de l'Hariotina Dang. Bull. soc. bot. de France 1894. **41**, CXLII.
—, Étude critique et expérimentale sur le polymorphisme des Algues. Mémoire publié à l'occasion du jubilé de l'univ. (1559—1909). Genève 1909.
—, Monographies d' algues en culture pure. Matériaux pp. pour la flore cryptogamique Suisse, **4**², 1913.
—, Sur un Glaucocystis et sa position systématique. Bull. Soc. Bot. Genève 1919. **11**, 42—49.
CLEVE, P. T., Om Aplanosporer hos Halosphaera. Ofversigt af Kgl. Vetensk. Akad. Förhandlingar 1898. Nr. 1.
COHN, F., Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der mikroskop. Algen und Pilze. Nova Acta Leop. Carol. 1854. **24**, 1, 101.
—, Über einige Algen von Helgoland. Rabenhorsts Beitr. z. Kenntnis u. Verbreitung der Algen. Heft 2.
COLLINS, F. S., The green Algae of North America. Tafts coll. stud. 1912. **3**, 70—109.
CONRAD, W., Errerella Bornhemiensis n. gen. Une Protococcacee nouvelle. Bull. soc. bot. Belgique 1913. **52**, 237.
CUNNINGHAM, D. D., On an endophytic alga occuring in the leaves of Limnanthemum indicum etc. Scientific. Memoires by medical officers of the army of India 1887. 3, 33.

Farlow, Marine Algae of New-England and adjacent Coast. Reprinted from Report of U. S. Fish.-Commiss. Washington 1879.
Franzé, Über einige niedere Algenformen. Österr. bot. Zeitschr. 1893.
Freeman, E. M., Observations on Chlorochytrium. — Minnesota botanical studies sér. 2. 3, 1899.
Gerneck, Zur Kenntnis der niederen Chlorophyceen. Beih. bot. Zentralbl. 1907. **21**, II, 221—90.
Gran, H. H., Das Plankton des norwegischen Nordmeeres. Rep. on Norw. Fishery- and Marine-Investigation 1902. **2**, Nr. 5.
Grintzesco ,J., Recherches expérimentales sur la morphologie et la physiologie de Scenedesmus acutus Meyen. Bull. de l'Herb. Boiss. 1902. 2e sér. **2**, 217—265. 406—430.
—. Contribution à l'étude des Protococcacées. Chlorella vulgaris. Rév. gén. bot. **15**, 5—26.
Grobéty, A,, Ourococcus bicaudatus (Al. Braun). Bull. soc. bot. de Genève 1909. 2e sér. **1**, 357.
Grossmann, E., Zellvermehrung und Koloniebildung bei einigen Scenedesmaceen. Int. Revue d. g. Hydrobiol u. Hydrogr. 1912, **9**, 417—451.
Harper, R. A., The organisation of certain coenobic plants. Bull. Univ. Wisconsin 1908, Nr. 207.
—, The evolution of cell types and contact and pressure responses in Pediastrum. Memoirs of the Torr. Bot. Club 1918. **17**.
—, Organisation, reproduktion and inheristance in Pediastrum. Proc. amer. philos. soc. 1918. **57**, 375.
Hieronymus, G., Übər Dicranochaete reniformis Hier. Eine neue Protococcacee des Süßwassers. Cohns Beitr. z. Biologie d. Pflanzen 1892. **5**, 351.
Hoffmann-Grobéty, A., Contribution à l'étude des Algues unicellulaires en culture pure. Bull. de la Soc. bot de Genève 1912, 2e sér. **4**, 62.
Holmes, On Condiolum gregarium A. Br. Journ. Linn. soc. 1881. **18**, 132.
Huber, J., Chaetophorées epiphytes et endophytes. Ann. sc. nat. bot. 7 sér. **4**, 16.
Huber-Pestlozzi, G., Morphologie und Entwicklnngsgeschichte von Gloeotaenium Loitlesbergerianum Hansgirg. Zeitschr. f. Bot. 1910. **11**, 401—472.
Jónsson, H., The Marine Algae of Iceland. Botanisk Tidsskrift 1903. **25**, 337.
Kjellman, F. R., Algae of the arctic Sea. K. svenska Vet. Akad. Handlingar 1883. **20**, Nr. 5.
—, Blastophysa polymorpha och Urospora incrassata. Bihang till kgl. svenska vetensk. Akad. Handlingar 1897. **23**, 3. Nr. 9.
Klebs, G., Beiträge zur Kenntnis niederer Algenformen. Bot. Ztg· 1881. **39**, 249.
—, Über die Vermehrung von Hydrodictyon utriculatum. Flora 1890, S. 351.
—, Nachtrag. Biol. Zentralbl. 1890. **9**, 753.
—, Über die Bildung der Fortpflanzungszellen bei Hydrodictyon utriculatum Roth. Bot. Ztg. 1891.
—, Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
Kofoid, Ch. A., Phytomorula regularis a symmetrical Protophyte relate to Coelastrum. Univ. California Publ. Bot. 1914. **6**, 35.
Kuckuck, P., Bemerkungen zur marinen Algenvegetation von Helgoland, I. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. N. F. **1**, 259. 1894. **2**, 396. 1897.
Kufferath, H., Contribution à la physiologie d'une Protococcacée nouvelle. Chlorella luteo-viridis Chodat. Recueil de l'institut Botanique. Léo Errera **9**, 113. 1913.
Lagerheim, G. v., Om Chlorochytrium Cohnii Wright och dess förhållande till närstående arter. Öfversigt af Kgl. Vetensk. Akad. Förhandl. Stockholm 1884. Nr. 7.
—, Bidrag till Kännedomen om Stockholmstraktens Pediastréer, Protococcacéer och Palmellacéer. Öfversigt af Kgl. Vet. Akad. Förhandlingar 1882. Nr. 2.
—, Studien über arktische Kryptogamen. I. Über die Entwicklung von Tetraëdron und Euastropsis. Tromsö Musenms Aarshefter 1894. **17**.
Lambert, F. D., Two new species of Characium. Tufts college studies 1910. **3**, 1—11.
Lankaster, E. Ray, Archerina, Golenkinia and Botryococcus. Quart. Journ. micr. sc. 1908. **52**, 423.
Lemmermann, E. Beitrag zur Kenntnis der Planktonalgen, I. Hedwigia 1898. **37**, 303.
—. Verschiedene Abhandlungen in Ber. d. d. bot. Ges. 1900 u. 1901. **18** u. **19**.
Lieske, R., Serologische Studien mit einzelligen Grünalgen. Sitz.-Ber. Heidelb. Akad. d. Wiss. M.-n. Kl. B. 1916.
Massee, G., Life-history of a stipitate freshwater alga. Journ. of Linn. soc. London 1891. **27**, 457.
Miller, V., Actidesmium Hookeri Reinsch; in einer russ. Zeitschrift.
Moore, G. T., New or little known unicellular Algae. I. Chlorocystis Cohnii. Bot. Gaz. 1900. **30**, 100—113.

Moore, G. T., New or little known unicellular Algae. II. Eremosphaera viridis and Excentrosphaera. Ebenda 1899. **32**, 309—325.

Murray, G., On Halicystis and Valonia. Murrays Phycological Memoirs 1893. **2**.

Nägeli, Gattungen einzelliger Algen. Zürich 1849.

Nitardy, E., Zur Synonymie von Pediastrum. Beih. z. bot. Zentralbl. II. 1914. **32**, 111—194.

Pascher, A., Neuer Beitrag zur Algenflora des südlichen Böhmerwaldes.. Sitz.-Ber. d. deutsch. nat.-med. Ver. f. Böhmen, Lotos 1906.

—, Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Chlorophyceae II. Tetrasporales, Protococcales, einzellige Gattungen unsicherer Stellung. Bearb. v. †E. Lemmermann, †Jos. Brunnthaler u. A. Pascher. Jena 1915.

—, Amöboide Stadien bei einer Protococcale usw. Ber. d. d. bot. Ges. 1918. **36**, 253.

Penard, E., Phytelios loricata une Protococcacée nouvelle. Bull. de l'Herb. Boiss. 2e sér. **1**, 677—682.

Petersen, J. Boye, On tafts of bristles in Pediastrum and Scenedesmus. Bot. Tidsskrift 1911. **31**, 161.

—, Studier öfver danske aërophile Alger. Mém. acad. r. sc. et lettres Danemark 1915. **12**, 271.

Phipson, Sur la matière colorante du Palmella cruenta. Compt. r. 1878. **89**, 316 u. 1078.

Pringsheim, N., Über die Dauerschwärmer des Wassernetzes usw. Monatsber. d. k. Akad. d. Wiss. Berlin 1861. Ges. Abh, **1**, 65.

Printz, H., Eine systematische Übersicht der Gattung Oocystis Nägeli. Nyt mag. f. naturvidensk. 1913. **51**, 165—203.

Rayss, T., Le Coelastrum proboscideum Bohl. Étude de planctologie expérimentale suivie d'une revision des Coelastrum de la Suisse. Beiträge z. Kryptogamenflora d. Schweiz 1915. **5**, Heft 2, 1—65.

Reinhardt, L., Entwicklungsgeschichte der Characien. Protok. d. Sekt.-Sitz. d. 5. Vers. russ. Naturf. u. Ärzte in Warschau 1876. Justs Jahresber. **4**, 50.

Reinke, J., Atlas deutscher Meeresalgen. Taf. 23.

Rostafinski und Woronin, Über Botrydium granulatum. Bot. Ztg. 1877.

Rue, de la, Sur le développement de Sorastrum Kg. Ann. sc. nat. bot. 1873. 5e sér. **17**, 400.

Scherffel, A., Asterococcus n. g. superbus (Cienk.) Scherffel und dessen angebliche Beziehungen zu Eremosphaera. Ber. d. d. bot. Ges. 1908. **26a**, 762.

Schiller, J., Über neue Arten und Membranverkieselung bei Meringosphaera. Archiv f. Protistenkunde 1916. **36**, 198.

—, Eine neue kieselschalige Protophyten-Gattung aus der Adria. Ebenda S. 303.

Schmidle, W., Beiträge zur Kenntnis der Schweizerflora. Rhodoplax Schinzii Schmidle et Wilhelm, ein neues Algengenus. Bull. de l'Herb. Boiss. 1901. 2e sér. **1**, 1007—13.

—, Beiträge zur Algenflora des Schwarzwaldes. Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. 1893, 15.

—, Algolog. Notizen V. Kneuckers Allg. bot. Zeitschr. 1897, 107.

—, Über drei Algengenera. Ber. d. d. bot. Ges. 1901. **19**, 10.

—, Zur Kenntnis der Planktonalgen. Hedwigia 1905. **45**, 34.

Schmitz, Halosphaera, eine neue Gattung grüner Algen aus dem Mittelmeer. Mitt. d. zool. Stat. Neapel 1878. **1**, 67.

Schroeder, B., Über das Plankton der Oder. Ber. d. d. bot. Ges. 1897. **15**, 482.

—, Planktonpflanzen aus Seen von Westpreußen. Ebenda 1899. **17**, 156.

Schussnig, B., Algolog. Abhandlungen. Über einige neue und seltene Chlorophyceen der Adria. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Abt. 1915. **124**[1], 425.

Senn, G., Über einige koloniebildende einzellige Algen. Bot. Ztg. 1899. **47**, 40.

Smith, G. M., Tetradesmus, a new four-celled coenobic Alga. Bull. Torrey bot. club. 1913. **40**, 75—88.

—, The cell structure and colony formation in Scenedesmus. Archiv f. Protistenkunde 1913. **32**, 278.

—, Zoospore formation in Characium acuminatum. Science 1914. **39**, 260.

—, A monograph of the algal genus Scenedesmus based upon pure culture studies. Transact. Wisconsin Ac. sc. 1916. **18**, 422.

—, Cytological studies in Protococcales. 1. Zoospore formation in Characium Sieboldii A. Br. Ann. of Bot. 1916. **30**, 459. 2. Cell structure and Zoospore formation in Pediastrum Boryanum Menegh. Ebenda 1916. **30**, 467. 3. Cell structure and Autospore formation in Tetraëdron minimum Hansg. Ebenda. 1918. **32**, 459.

Smith, G. M., New or interesting algae from the lakes of Wisconsin. Bull. Torrey bot. Club 1916. **43**, 471—485.

Ström, Kaare Münster, Algological notes. Nyt magazin for naturvidenskaberne 1921, **59**.

Teiling, E.. Schwedische Planktonalgen II. Tetralantos, eine neue Gattung der Protococcoideen. Svensk. bot. Tidsskr. 1916. **10**, 59—67.

Timberlake, H. G., Swarm-spore formation in Hydrodictyon utriculatum Roth. Bot. Gaz. **31**, 203—204.

—, Development and structure of the swarmspores of Hydrodictyon. Trans. of the Wisconsin Acad. of sc. 1902. **13**, 486.

Transeau, E. N., The life history of Gloeotaenium. Bot. Gaz. 1913. **55**, 66.

Treboux, O., Die freilebende Alge und die Gonidie Cystococcus humicola in bezug auf die Flechtensymbiose. Ber. d. d. bot. Ges. 1912. **30**.

Viret, L., Sur la multiplication de Selenastrum Bibraianum. Bull. l'Herb. Boiss. 1905. **5**, 706.

Vischer, W., Sur le Polymorphisme de l'Ankistrodesmus Braunii (Naegeli) Collins. Revue d'Hydrologie 1919.

Weber van Bosse, A., Études sur des Algues de l'Archipel Malaisien. Ann. jard. bot. de Buitenzorg 1890. **7**, 165.

West, G. S., Some critical green algae. Journ. of Linn. soc. 1908. **38**, 179.

—, Algological Notes. — VIII. Selenastrum acuminatum Lagerheim. Journn. of Bot. 1912. **50**, 88.

—, A Treatise on the British Freshwater Algae. Cambridge 1904.

Whitting, Fr. G., On Chlorocystis Sarcophyci. A new endophytic alga. Murrays Phycol. Memoirs 1893. **2**.

Wille, N., Studien über Chlorophyceen. Videnskabsselskabets Skrifter, Math.-nw. Kl. 1900. Nr. 6.

—, Algologische Notizen. V. Blastophysa arrhiza. Nyt magazin for naturvidenskb. Kristiania 1900. **38**.

—, Algologische Untersuchungen an der biologischen Station in Drontheim, I—VII. Det kgl. norsk. vidensk. selsk. skrift 1906. Nr. 3.

—, Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung Oocystis. Ber. d. d. bot. Ges. 1909. **26a**, 812—821.

—, Algologische Notizen. XVI—XXI. Nyt. mag. f. naturvidensk. 1910. **48**, 281—306. XXIV. Über die Variabilität bei der Gattung Scenedesmus. XXVI. Das Keimen der Aplanosporen bei der Gattung Coelastrum. Nyt magazin f. naturvidenskaberne 1918. **56**.

Wright, E. P., On a new genus and species of unicellular algae living on the filaments of Rhizoclonium Casparyi. Transact. of the Roy. Irish Acad. **27**, 27.

—, On a new genus and species of unicellular algae etc. Ebenda 1881. **28**, Nr. 4.

—, On a new species of parasitic green alga belonging to the genus Chlorochytrium of Cohn. Ebenda 1877. **26**, 355.

Yamanouchi, Sh., Hydrodictyon africanum a new species. Bot. Gaz. 1913. **55**, 74.

Zopf, W., Über die eigentümlichen Strukturverhältnisse und den Entwicklungsgang der Dictyosphaeriumkolonien. Beitr. z. Phys. u. Morph. nied. Organismen aus d. Krypt. Lab. d. Univ. Halle. Leipzig 1893. 3. Heft.

IX. Ulotrichales.

Die auch von mir früher durchgeführte Einteilung unserer Gruppe in nnverzweigte und verzweigte Formen, hatte naturgemäß etwas künstliches, sie wurde eigentlich nur gewählt weil besseres fehlte. Neuerdings sind von Wille, Pascher u. a. Neugruppierungen vorgenommen, die besser sind als die alten. Wir versuchen deshalb auch hier die Dinge in anderer Ordnung vorzuführen und zwar:

I. Chaetophoreen-Reihe.

A. Isogame.

a) Vegetationsorgane.

1. Ulotrichaceae.
2. Ulvaceae.
3. Chaetophoraceae.

Anhang: Prasiola.

b) Fortpflanzung.

B. Oogame.

1. Aphanochaetaceae.
2. Coleochaetaceae.

II. Chroolepideen-Reihe.

Chroolepidaceae.

Anhang: Wittrockiella.

III. Oedogonien-Reihe.

1. Cylindrocapsaceae.
2. Oedogoniaceae.

IX. Ulotrichales.

I. Chaetophoreen-Reihe.

A. Isogame.

a) Vegetationsorgane.

1. Ulotrichaceae.

Der Hauptrepräsentant für die Familie der Ulotrichaceen ist die Gattung Ulothrix selber, vertreten durch eine Anzahl von Arten im Süß- und Seewasser. Rasch fließende Bäche, Brunnen usw. beherbergen die festsitzenden Algen, und in der See werden sie in der oberen Litoralregion angetroffen, wo reichliche Wellenbewegung genügende Luft zuführt. Darauf nämlich dürften fast alle Arten in erheblichem Maße angewiesen sein; denn ihre Kultur gelingt nach Klebs am besten, wenn man z. B. aus fließenden

Brunnen einen ständigen Wasserstrahl auf sie richtet. Stehendes Wasser verschmähen sie, und es steht nichts im Wege, anzunehmen, daß mangelnder Sauerstoff im letzteren Falle die Ursache ist.

Die Untersuchung (Cramer, Dodel, Klebs, Pascher, Schussnig u. a.) knüpfte so gut wie immer an die fast berühmt gewordene Ulothrix zonata Ktz. an. Sie bildet, wie alle Ulotrichaceen, unverzweigte Fäden, welche mit Hilfe einer halb farblosen, basalen Zelle dem Substrat anhaftet. Diese Haftzellen bieten keine Besonderheiten. Die vegetativen Zellen pflegen annähernd isodiametrisch zu sein, enthalten einen normalen Zellkern und führen ein Chromatophor, welches gürtelförmig (Fig. 191, *A*) der Zellwand anliegt. Ein oder mehrere Pyrenoide sind vorhanden. Die Fäden wachsen

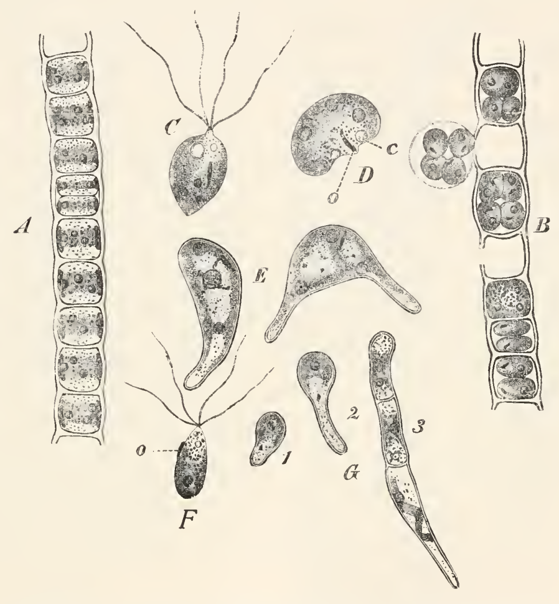


Fig. 191. *Ulothrix zonata* n. Klebs. *A* vegetativer Faden. *B* Zoosporenbildung. *C* Makrozoospore. *D*, *E* dies. keimend. *F* Mikrozoospore. *G* dies., keimend. *o* Augenfleck. *c* Vakuole.

durch Teilung aller Zellen, irgend eine besonders gestaltete Wachstumszone ist nicht vorhanden. Über die Zellteilungen macht Håase Angaben. Mit Rücksicht auf gewisse, später zu behandelnde Fragen erwähne ich schon hier, daß die Zoosporen vier Wimpern besitzen.

Etwas primitiver als Ulothrix ist Hormidium (Fig. 192). Die unverzweigten Fäden haben keine Hafter, die Einzelzellen sind gebaut wie bei Ulothrix, doch greift das Chromatophor nicht bandförmig um die ganze Zelle herum, stellt vielmehr nur einen einseitig offenen Halbzylinder dar. In diesem sitzt je ein Pyrenoid. Die Zoosporen haben zwei Geißeln. Gloeotila entbehrt der Pyrenoide, und das führt hinüber zu Stichococcus, welchem Pyrenoid und Zoosporen fehlen. Es handelt sich bei dieser Alge um kurze, „wurzellose" Fäden, über deren Zugehörigkeit zu unserer Gruppe Zweifel

bestehen müssen, solange bis noch genaueres über ihre Fortpflanzung bekannt wird. Die Dinge sind naturgemäß noch umstritten und Einigkeit herrscht auch durchaus nicht über die Abgrenzung der vorerwähnten Gattungen. Ich verweise dieserhalb auf WILLE, CHODAT, KLEBS, BRAND, MATRUCHOT, MOLLIARD und PETERSEN, sowie auf andere und bemerke, daß ich hier der Aufstellung von HEERING gefolgt bin, die mir übersichtlich zu sein scheint.

Hormidium und Stichococcus leben gern auf Baumrinden, feuchtem Gestein usw. Sie konnten auch vielfach in wirkliche Reinkultur genommen werden (s. CHODAT). Alle Vertreter der Gattungen zerfallen leicht in kurze, bald ein- bald wenigzellige Stücke, die Bakterienstäbchen entfernt gleichen mögen. Stichococcus ist fast nur so bekannt.

Ob SNOWS etwas rätselhafte Pirula hierher gehöre, ist mir zweifelhaft. Die einzeln lebenden Zellen schnüren an den Enden unbewegliche Zellen ab.

LAGERHEIMS Uronema, WITTROCKS Binuclearia und noch einige andere Gattungen stehen wohl zwischen Ulothrix und Hormidium. Abweichende Membranstrukturen, Verschleimung, abweichende Zellformen kennzeichnen sie. Grundsätzlich sind sie in Bau und Fortpflanzung nicht verschieden, deshalb verweise ich auf WILLE, HEERING, GHOSE u. a.

Eine besondere Stellung nimmt Microspora ein (LAGERHEIM, K. MEYER), die mehrfach zur Vertreterin einer besonderen Familie gemacht wurde. Einstweilen will mir die Notwendigkeit hierfür nicht einleuchten. Immerhin sind starke Abweichungen von der Ulothrix unverkennbar. Die einkernigen Zellen führen entweder mehrere bandförmige, oft armartig verzweigte, oder netzige Chromatophoren. Die Wand besteht aus H-förmigen Stücken, die übereinander greifen wie bei Tribonema, doch sind sie etwas einfacher gebaut und bestehen aus Zellulose. Als Reservestoff tritt hier Stärke, kein Öl auf.

Fig. 192 n. KLEBS. *1, 2 Hormidium nitens*; lange und kurze Fäden. *3, 4* Zoospore und deren Keimungsprodukt von *Horm. flaccidum* Al. Braun.

2. Ulvaceae.

Die Ulvaceen sind flächenartig verbreiterte resp. sackartig gestaltete Ulotrichaceen. Zu dieser Familie gehören meines Erachtens Ulva, Enteromorpha, Monostroma und Letterstedtia. Über Ilea J. Ag. vermag ich mir kein Urteil zu bilden.

Unsere Familie hat niemals eine einheitliche entwicklungsgeschichtliche Untersuchung erfahren. Immerhin geben die Arbeiten von ARESCHOUG, CHODAT, DODEL, REINKE, ROSENVINGE, SCHILLER und besonders von THURET nebst den am Schluß genannten systematischen Werken genügende Anhaltspunkte.

Die Gattung Monostroma lebt mit einer Art (M. bullosum) vollständig im Süßwasser, die übrigen Spezies kommen im wechselnd salzigen Wasser vor; das gleiche gilt für Enteromorpha, die mit E. clathrata im Süßwasser

vertreten ist; aber auch schon diese Spezies bevorzugt das Brackwasser; und von Ulva ist keine Süßwasserform bekannt. Die Pflanzen leben nahe der Oberfläche, sind dort an Steinen, Holz usw. festgewachsen, lösen sich aber auch gelegentlich los, und speziell E. clathrata treibt oft in großen Mengen auf der Oberfläche, wobei ihr zu statten kommt, daß der hohle Thallus im Innern Gasblasen enthält, welche das Schwimmen erleichtern.

Fast alle Ulvaceen sind in ihren Ansprüchen an den Standort höchst genügsam. Sie dringen in einzelnen Formen ziemlich weit in unsauberes Wasser vor und nehmen mit Standorten vorlieb, an welchen andere Tange kaum noch fortkommen. Ja, sie sammeln sich oft massenhaft in ruhigen, muddigen Buchten usw.

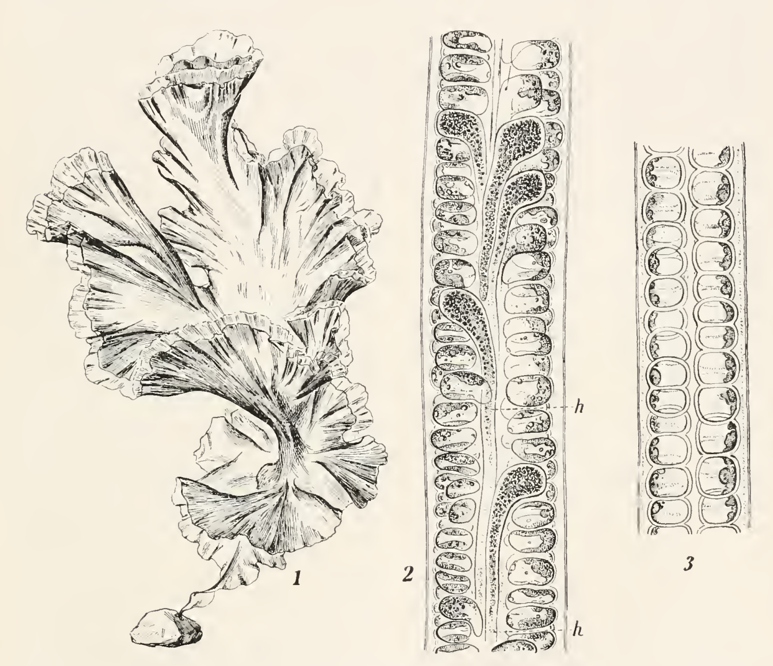


Fig. 193 n. Thuret. *1 Ulva Lactuca*, ganzes Exemplar. *2, 3* Längsschnitte des Thallus. *h* Hyphen.

Der Aufbau der Einzelzellen ist in allen Gattungen ziemlich gleich, wir finden einen Zellkern, ein plattenförmiges Chromatophor, welches meist dem nach außen gekehrten Teile der Zellwand anliegt (s. Kap. Chromatophoren), und in demselben ein meist großes Pyrenoid. Das alles gleicht den Ulothrixzellen außerordentlich.

Ulva (Fig. 193) bildet einen dauernd flachen Thallus, der aus zwei Schichten gleichartiger Zellen aufgebaut wird. Aus den Keimen (Makrozoosporen oder Zygoten) gehen nach Reinke, Thuret und Schiller kurze, aufrechte Zellfäden hervor, in deren Gliederzellen bald Längsteilungen einsetzen. Zunächst ist der Keimling keulig; indem aber alle Zellen sich

ziemlich unregelmäßig weiter teilen, entsteht ein flaches Gebilde, das nun auch zweischichtig wird. Der erste Teilungsschnitt des Keimes trennt ein Rhizoid von dem zukünftigen Sproß. Das primäre Rhizoid wird sehr bald durch sekundäre ersetzt und aus diesen können an deren Oberende neue grüne Flächen durch Teilung gebildet werden (SCHILLER). Im älteren Thallus der Ulva, zumal an der Basis treiben einzelne Zellen Vorstülpungen nach innen und lassen diese unter Spaltung der beiden Zellagen abwärts wachsen (Fig. 193, *2*); auch auf der Außenseite entstehen Rhizoiden, wachsen gleichfalls nach unten und verschlingen sich mit den von innen vorbrechenden zu einer festen Haftscheibe, die DELF beschreibt. Man unterscheidet unschwer größere und kleinere Rhizoiden oder Hyphen, welche beide mehrkernig sind. Erstere bilden den inneren Teil des Haftorgans, letztere den äußeren — wenn man will, die Rinde. Aus der Haftscheibe können neue Laubflächen hervorgehen, sie nehmen ihren Ursprung wohl aus den größeren Hyphen. Das Laub wird periodisch zerstört, die Hafter überwintern und liefern in der geschilderten Weise neue grüne Flächen.

Letterstedtia Areschoug, eine Pflanze von 1 m Länge, ist stärker gegliedert; sie gleicht oberflächlich einem gefiederten Blatte. Die Teile, welche den Rippen entsprechen, sind dick und wohl auch mit Hyphen versehen, die übrigen erscheinen zweischichtig, doch muß das wohl noch genauer studiert werden.

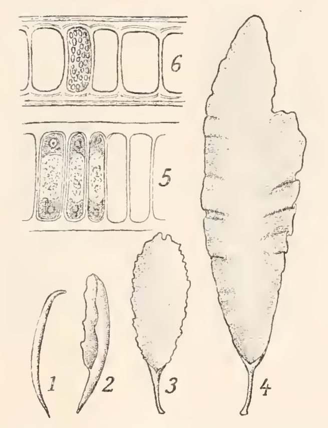


Fig. 194. *Monostroma fuscum* n. ROSENVINGE. *1*—*4* junge und ältere Pflanzen. *5*, *6* Querschnitt durch den Thallus. *5* zeigt die Chromatophoren, *6* Stärkekörner.

Enteromorpha hat zunächst genau dieselben Jugendstadien wie Ulva, d. h. kleine, zweischichtige Zellflächen. Die beiden Schichten aber weichen schon frühzeitig in der Mitte auseinander und so entstehen mehr weniger darmförmige Schläuche von sehr wechselndem Durchmesser. Diese Schläuche können an der Spitze wachsen, wobei eine Scheitelzelle beteiligt zu sein scheint, doch spielen sich auch viele interkalare Teilungen ab. Enteromorpha bildet leicht Verzweigungen — eine Erscheinung, die bei Ulva und Monostroma kaum beobachtet wird — indem sich scheinbar beliebige Zellen der Röhre verwölben und durch energische Teilung und Wachstum zu sackartigen Ästen vergrößern. Im übrigen ist Enteromorpha unendlich variabel in bezug auf die Form des Thallus und die Art der Verzweigung; besonders häufig kommen Auswüchse der Röhrenwandung vor, welche zwar an Stelle von Ästen stehen, aber nicht hohl sind. Sie wachsen durch radiale und durch Querteilung der Zellen.

Für Monostroma charakteristisch ist, daß die Jugendformen aus Hohlkugeln, hohlen Säcklein oder Schläuchen bestehen, deren Wandung einschichtig ist. Unregelmäßiges Aufreißen dieser Hohlkörper an ihrer Spitze führt zu flachen Lappen, welche nun durch interkalare Teilungen erheblich in die Fläche wachsen (Fig. 194). Doch ist der Zeitpunkt des Aufreißens bei verschiedenen Formen, wohl auch an verschiedenen Standorten, ungemein verschieden. Nach ROSENVINGE z. B. zerreißt der primäre Sack von

Monostroma Grevillei, nach Bornet und Thuret der von M. Wittrockii sehr bald bis auf den Grund in einige wenige Lappen, dagegen bilden M. fuscum, leptoderma und vielleicht noch einige andere zunächst Röhren bis zu 1 cm Länge (Fig. 194, *1*). Diese sind etwas eingekrümmt und nun entsteht ziemlich weit oben auf der konkaven Seite ein Schlitz, der das Rohr bis oben hin spaltet (Fig. 194, *2*). So wird hier, besonders wenn weiteres Wachstum einsetzt, eine Fläche von nennenswerter Größe gebildet. Da der Riß sich nicht nach unten hin fortsetzt, bleibt ein oft ziemlich langer röhriger Stiel an der Basis des Laubes übrig (Fig. 194, *3*, *4*). Ja, M. Grevillei var. Vahlii hat einen röhrigen Thallus von 20--30 cm Länge, welcher nur an der Spitze in recht kurze Lappen aufgelöst wird, und schließlich scheint M. Grevillei var. intestiniformis mit 50 cm langem Thallus ein dauernd geschlossenes Rohr aufzuweisen.

Die Angaben über die ersten Entwicklungsstufen des Monostroma bullosum — der einzigen genauer untersuchten Art — lauten nicht ganz übereinstimmend. Nach Chodat keimen die Zygoten sofort, indem sie eine aus wenigen Zellen bestehende Sohle bilden. Aus den mittleren Zellen derselben erheben sich mehrere aufrechte Fäden, die zunächst dicht zusammen schließen, später aber durch bevorzugtes Wachstum der peripheren Teile zu einer Hohlkugel, resp. einer Blase werden, die sich dann weiterhin in bekannter Weise vergrößert und zerteilt. Die Entwicklung der Zoosporen und Parthenosporen dürfte ebenso verlaufen. Nach Reinke freilich teilt sich die Zygote, welche längere Zeit in Ruhe verbrachte, durch radiale Wände und bald entsteht durch Auseinanderweichen der Zellen in der Mitte eine Hohlkugel. Diese vergrößert sich und die Zellen rücken auch tangential auseinander, indem zwischen ihnen die Membranen etwas verschleimen. Später reißt die Kugel am Scheitel lappig auf.

Es wäre möglich, daß beide Entwicklungsmodalitäten je nach den Außenbedingungen nebeneinander vorkommen.

Rhizoiden sind zunächst offenbar weder in dem einen noch in dem anderen Falle vorhanden, nach Reinke würden sie bei Monostroma bullosum ganz ausbleiben; die Pflänzchen sollen einfach an Wasserpflanzen haften. Bei den anderen Arten aber, wie auch bei Enteromorpha, entstehen durch das Auswachsen basaler Thalluszellen schon zeitig Rhizoiden in großer Zahl und heften die Pflanzen an der Unterlage fest.

3. Chaetophoraceae.

Die Familie führt, wie leicht ersichtlich, ihren Namen von den im übrigen recht verschiedenartigen Haarbildungen, welche den meisten Vertretern derselben zukommen. Sie ist fast über alle Weltteile, besonders in den gemäßigten Zonen, verbreitet.

Ich rechne hierher Gattungen, welche in ihren extremsten Formen außerordentlich verschieden sind, glaube aber doch, daß sie sich ohne Zwang voneinander herleiten lassen — ihre vielfach epiphytische resp. parasitische Lebensweise prägte ihnen eben einen besonderen Wuchs auf.

Stigeoclonium und Draparnaldia sind nur aus dem Süßwasser bekannt, auch Chaetophora bevorzugt dasselbe, andere Gattungen aber finden sich im Brack- und Seewasser, sie entsenden höchstens einige Vertreter in das süße Wasser. Zu den salzliebenden Formen gehören Acrochaete, Bolbocoleon, Pringsheimia, Ulvella, Endoderma usw.

Eine Anzahl Chaetophoraceen-Gattungen hat Huber experimentell und literarisch sauber bearbeitet, über andere Formen ist die Literatur, auch

in älteren Werken, ziemlich zerstreut; wir führen sie zum Teil unten auf. Über die Fortpflanzung haben nach NÄGELI und THURET, KLEBS, GAY, PASCHER u. a. berichtet.

Chaetophoreae.

Den Typus der Chaetophoreen, wie auch das Anfangsglied der Reihe, stellt die Gattung Stigeoclonium dar; man kann sie unbedenklich als



Fig. 195. *Stigeoclonium.* *1 St. tenue* Rabh., schwach vergr. n. HUBER. *2 St. lubricum*, Sohle (*asp* aufrechte Sprosse) n. BERTHOLD. *3, 4 St. protensum* n. THURET. *5, 6, 7* Palmellastadien n. CIENKOWSKI, *8* Zoosporen.

eine verzweigte und etwas differenzierte Ulothrix ansprechen. Ihr Aufbau wird am besten verstanden, wenn wir die Keimung verfolgen. Aus den Schwärmern entwickeln sich (BERTHOLD) reich verzweigte Fäden, welche auf dem Substrat hinkriechen, diesem fest angeschmiegt (Fig. 195, *2*). Die Kriechfäden können so dicht liegen, daß sie sich berühren. Mit CIENKOWSKI

nennen wir die Gesamtheit derselben die Sohle. Aus verschiedenen Zellen dieser erheben sich (Fig. 195, *2*, *asp*) nun aufrechte Fäden (neuerdings als Wasserstämme bezeichnet), welche sich verzweigen (Fig. 195, *1*).

Die eben erwähnten Keimungsmodalitäten variieren nach BERTHOLD etwas, und nach FRITSCH verhalten sich manche Stigeoclonium-Arten sogar ganz abweichend. Sie bilden nämlich zunächst einen vertikalen Faden, und dieser entsendet nur Rhizoiden, welche die Festheftung besorgen. Eine normale Sohle würde danach fehlen. Die Wasserstämme verhalten sich wie bei den vorgenannten Arten. Die aufrechten Sprosse pflegen an der Basis aus etwas längeren mäßig gefärbten, an der Spitze und in den Ästen aus kürzeren Zellen mit entsprechend dichteren Chromatophoren zu bestehen. Die Seitenzweige haben kaum je eine besonders regelmäßige Anordnung — über Scheindichotomien usw. berichten die systematischen Handbücher. Ein Unterschied in der Ausbildung von Haupt- und Nebenachsen ist höchstens angedeutet. Die Zellteilungen sind nicht in auffallender Weise lokalisiert. Vielfach kann sich jede Zelle weiter teilen. Die Äste endigen oft mit Haaren, d. h. die Endzellen wachsen lang aus (Fig. 195, *3*, *4*) die Chromatophoren treten in ihnen wenig hervor.

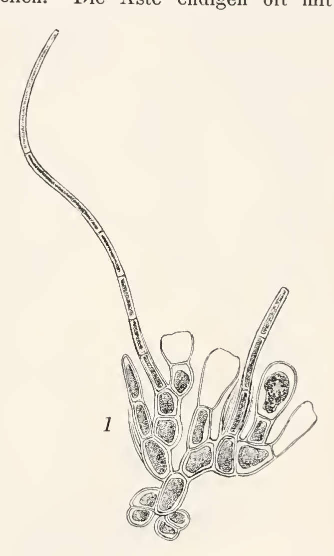


Fig. 196. *Pilinia maritima* n. ROSENVINGE.

Im einzelnen wachsen die verschiedenen Arten recht verschieden, bald tritt die Sohle, bald der Wasserstamm mehr in den Vordergrund. Das ist nach Spezies verschieden, aber auch nach äußeren Bedingungen. KLEBS zeigte, daß man z. B. an Stigeoclonium tenue durch Agar die Verzweigung hemmen, durch Kultur in feuchter Kammer, in Nährlösung usw. ganz bedeutend fördern kann, so daß im letzteren Falle knäuelförmige Zweigsysteme zum Vorschein kommen. Auch das Licht wirkt auf die Zweigbildung, indem die Äste auf der stärker beleuchteten Seite in relativ größerer Zahl entstehen als auf der Schattenseite und gegen das Licht hinwachsen. Die Haarbildung unterbleibt nach KLEBS im strömenden Wasser fast ganz, im stehenden treten die Haare oft massenhaft auf usw. Ähnliches berichtet TILDEN über Pilinia diluta (Stigeoclonium flagelliferum); Einzelheiten, auch die Frage, wie diese Befunde auf die Artunterscheidung wirken, müssen wohl noch geprüft werden, obwohl kaum zu leugnen ist, daß die Diagnosen bereits besser geworden sind.

Zu der Gattung Stigeoclonium rechnet HEERING auch die gewöhnlich als Endoclonium bezeichneten Arten. SZYMANSKI und FRANKE beschrieben sie. Die Algen leben epiphytisch auf Lemna und bilden Sohlen, sie dringen aber auch in die Interzellularräume, zumal in die Atemhöhlen dieser Pflanze ein und erscheinen dann als Haufen oder Gruppen von Zellen. Ob die Entwicklung schon völlig geklärt sei, mag man mit KLEBS bezweifeln.

Iwanoffia terrestris (Pascher) ist ein auf dem Erdboden lebendes Stigeoclonium. Sie hat horizontal dem Boden aufliegende Fäden, von welchen sich

Luftsprosse erheben. Im Boden wurzelt sie mit Rhizoiden. Von Stigeoclonium wurde sie abgetrennt, weil die Zoosporen nur zwei Wimpern haben.

Pilinia (Fig. 196) ist im Wuchs den Stigeoclonien ähnlich, wenn auch die Wasserstämme etwas rückgebildet sind, es weicht aber durch Sporangien ab, welche hier endständig sind. BORZÌS Zoddaea mag auch hierher gezählt werden.



Fig. 197. *1* Zweig von *Draparnaldia*, schwach vergr. Orig. *2* Ein Stück desselben, stärker vergr. Orig. *3 Chaetophora elegans*, Zoosporen bildender Ast n. THURET. *4 Draparnaldia glomerata*, Aplanosporen n. KLEBS.

Chaetophora besitzt eine Sohle wie Stigeoclonium von bald lockerer, bald festerer Beschaffenheit, und aus ihr erheben sich sehr zahlreiche aufrechte Fäden, die sich ungemein reich verzweigen. Da sich alle Äste annähernd radiär stellen und zudem auf gleicher Höhe endigen, entsteht bei

Ch. pisiformis, elegans u. a. ein halbkugeliges Polster, das durch recht konsistente Gallerte, welche die Fäden einschließt, fast knorpelig wird. Ch. endiviaefolia wächst mit ihren Zweigenden nicht gleichmäßig, und so entstehen zierlich gelappte, geweihähnliche Körper von mehreren Zentimetern Durchmesser. Auch sie werden durch die ausgeschiedene Gallerte gefestigt.

Für Chaetophora schildert Berthold ebenfalls die Verzweigung der Sprosse. Dieselbe ist monopodial bei Ch. elegans, sympodial bei Ch. pisiformis, später freilich erscheint sie häufig gabelig. Alle Zweige sind gleichwertig, die älteren, aber nur diese, bilden eine oft recht lange Haarspitze aus (Fig. 197, *3*), unterhalb welcher dann, ein interkalarer Vegetationspunkt liegt. Die nicht haarführenden Äste wachsen mit einer Spitzenzelle und zugleich durch interkalare Teilungen. Schwärmer werden aus fast allen Zellen der peripheren Äste gebildet (Fig. 197, *3*). Sie haben vier Geißeln.

Draparnaldia, wohl die höchst gegliederte Chaetophoree, besitzt Langtriebe, deren Gliederzellen groß, hell und nur mit einem relativ schmalen Chromatophorenbande ausgerüstet sind (Fig. 197, *2*). Die Langtriebe ihrerseits tragen Kurztriebe, kenntlich an der büscheligen Verzweigung und dem tiefgrünen, stark vortretenden Chromatophor in den Einzelzellen. Die kleineren Sprosse dieser Art stehen an den Hauptachsen zerstreut, die größeren dagegen sind in Quirlen meist zn drei bis vier angeordnet (Fig. 197, *2*). Die Büschel stellen die Assimilatoren dar und besorgen gleichzeitig die Fortpflanzung. Die hellen Achsen fungieren wohl nur als Träger der Kurztriebe. Der Hauptsproß setzt sich nach unten direkt in ein Rhizoid fort, und dies Haftorgan wird verstärkt durch andere, welche aus den drei bis sechs untersten Gliederzellen entspringen; auch an der Basis der Hauptäste werden die gleichen Organe gebildet, um gelegentlich das Aussehen von Berindungsfäden anzunehmen. Das ist offenbar die Weiterbildung der für gewisse Stigeoclonien geschilderten Vorgänge.

Fast alle Zweiglein der Astbüschel enden mit mehreren fast farblosen, stark verschmälerten Zellen, d. h. mit Haaren.

Das Wachstum erfolgt, wenigstens an älteren Zweigen, durch eine oder höchstens wenige Zellen, welche interkalar an der Basis der Haare liegen —, ein Anklang an die Phaeophyceen. Jüngere Zweige weichen ein wenig ab. Berthold, welcher diese Dinge genau studierte, gibt darüber Auskunft. Die ganzen Pflanzen pflegen in einen sehr weichen, fast flüssigen Schleim eingebettet zu sein, welcher offenbar aus den Membranen aller Zellen entsteht.

Mit Draparnaldia endigt offenbar die eigentliche Chaetophoreenreihe, die von Stigeoclonium über Chaetophora zu dieser Form emporsteigt.

Acrochaeteen, Endodermeen, Chaetopeltideen.

Von Stigeoclonium geht aber nicht bloß eine aufsteigende Reihe aus, sondern auch eine absteigende (vielleicht auch deren mehrere). Auf Grund epi- oder endophytischer Lebensweise haben die Glieder derselben eine Reduktion erfahren. Die aufrechten Wasserstämme sind zurückgebildet, die Sohle ist entweder zu einer festen Scheibe geworden oder aber sie ist unter Durchwucherung der Wirtspflanze weitgehend aufgelöst.

Unter den so sich abhebenden Gruppen erwähnen wir zunächst die Acrochaeteen. Deren Anfangsglied ist etwa Chaetonema irregulare Now. (Fig. 198, *3*). Sie bewohnt die Schleimmassen der Coleochaete und Chaetophora, des Batrachospermum usw. Kriechende Fäden, vielfach verzweigt, durchwuchern diese. Von ihnen erheben sich vertikale Äste, die meist nur aus wenigen Zellen bestehen und an der Spitze ein Haar tragen.

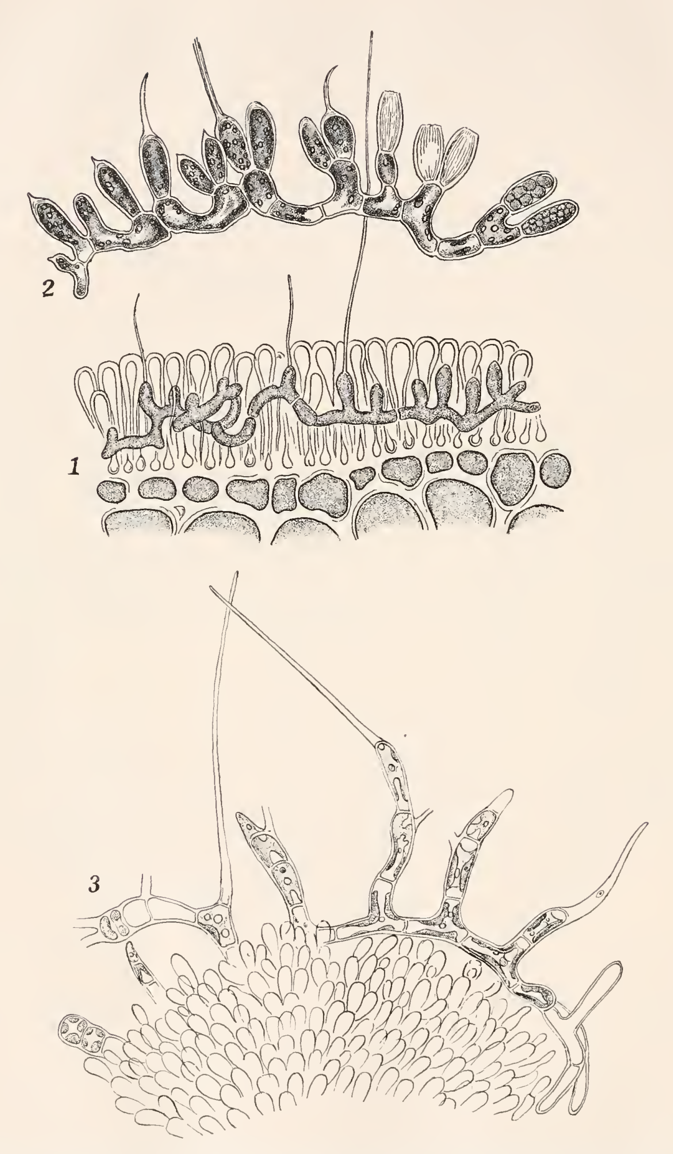


Fig. 198. *1 Acrochaete repens* zwischen den Paraphysen von Laminaria kriechend n. Huber. *2* Dieselbe n. Pringsheim. *3 Chaetonema irregulare* auf Batrachospermum.

Pringsheims Bolbocoleon schließt sich leicht hier an und weiterhin Acrochaete repens Pringsh. (Fig. 198, *1*, *2*). Diese Art scheint ausschließlich auf die Paraphysen von Chorda und Laminaria angewiesen zu sein. In dem zwischen diesen liegenden Schleime breiten sich die Kriechfäden aus und von den letzteren erheben sich meist einzellige Äste in senkrechter Richtung. Diese, ursprünglich von einem Haar gekrönt, werden zu Zoosporangien resp. Gametangien.

Rosenvinges Arthrochaete reiht sich hier glatt an (vgl. Abschnitt über Parasitismus).

Phaeophila durchwächst mit ihren Kriechfäden die stark verschleimten Mittellamellen der Florideen, aufrechte Äste werden nicht mehr gebildet, Haare entspringen direkt den Zellen der horizontalen Sprosse. Die Fortpflanzungsorgane entstehen in den Zellen des Fadens; da diese im Gewebe oft recht tief vergraben sind, befördern halsartige Verlängerungen der Sporangien die Schwärmer an die Oberfläche. Phaeophila Floridearum lebt auch (Huber) in dem oberflächlichen Membranschleim der Florideen, andere Formen oder Arten besiedeln die Häute mariner Cladophoren.

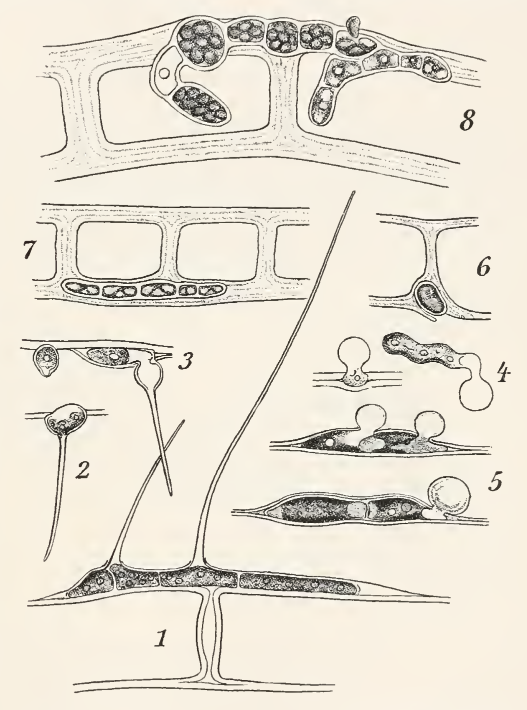


Fig. 199. *1—4 Ectochaete Jadinianum* Hub. und dessen Keimung n. Huber. *5 E. leptochaete* Hub. n. Huber. *6—8 Endoderma Wittrockii* n. Wille.

Schon diese könnte man wohl zur Gruppe der Endodermeen zählen. Das sind meist Formen von geringer Größe mit mäßig verzweigten Fäden, die in ganz auffallender Weise in den Membranen größerer Algen wohnen, so zwar, daß sie sich zwischen die eigentliche Haut und die Cuticularschicht einzwängen und diese abheben. Gonatoblaste gedeiht im Membranschleim der Zygnemafäden; Ectochaete (Fig. 199, *1—4*) lebt in der Membran von Chaetomorpha, Cladophora u. a. Sie zwängt sich in diese bei der Keimung so ein wie Fig. 199 das angibt — Genaueres wird in einem späteren Kapitel berichtet —, es werden aber später feine Haare unter Durchbrechung der Cuticularschicht über die Oberfläche vorgetrieben. Auf Ausbildung solcher

verzichten dann vollends die Vertreter der Gattung Endoderma (Fig. 199, *6—8*). Bei ihnen sind alle Vegetationsorgane von den Hautschichten des Wirtes bedeckt. Diese werden nur beim Austritt der Schwärmer durchbrochen, die in allen Zellen der Fäden entstehen können. REINKE, HANSGIRG, WILLE, HUBER u. a. haben über diese Formen berichtet; ich verweise auf deren Arbeiten wie auf WILLE und HEERING um so lieber als die Namengebung wohl noch zu wünschen übrig läßt.

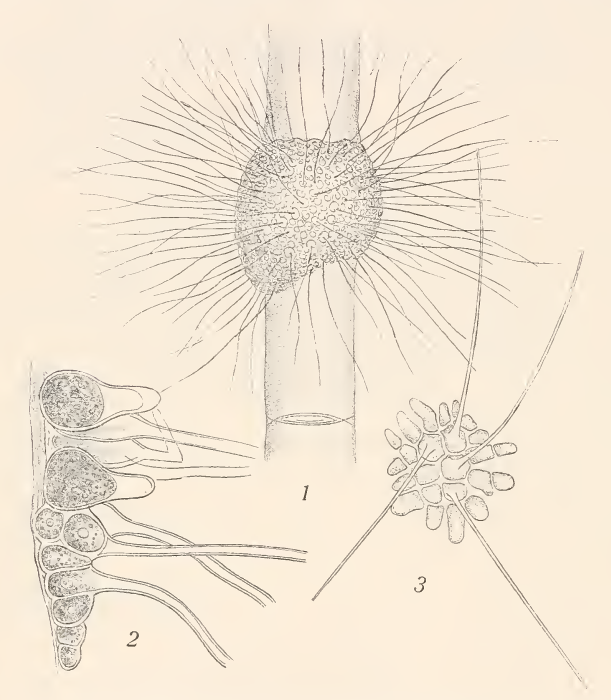


Fig. 200. *Ochlochaete ferox* n. HUBER. *1* Erwachsene Pflanze auf einem Chaetomorphafaden. *2* Dieselbe, Zoosporen bildend. *3* Keimpflanze.

Handelt es sich bei den Endodermeen um eine Auflösung der Stigeocloniumsohlen in Einzelfäden, so finden wir bei den Chaetopeltideen eine Konzentration derselben zu festen Scheiben, die dann natürlich nur epiphytisch wachsen können. Den Übergang von Stigeoclonium zu dieser Gruppe mag WELSFORDS Trichodiscus elegans bilden. Die Alge besitzt eine Sohle aus reich verzweigten Fäden, welche strahlig divergiren, aber dicht zusammenschließen. Aus ihrer Mitte erheben sich zahlreiche, aufrechte Fäden, welche sich kaum verzweigen und auch nur aus wenigen Zellen bestehen. Aus ihnen bilden sich die Schwärmer. Lange Haare gehen von den Sohlenfäden aus. Bei Ochlochaete (auf Cladophora) sind aufrechte Fäden nicht mehr bemerkbar (Fig. 200). Die Pflanze beschränkt sich auf die Ausbildung eines flachen, scheibenähnlichen Körpers, von welchem

sich nur zahlreiche hyaline Haare erheben (Fig. 200) — das Ganze entspricht unverkennbar der Sohle von Stigeoclonium und Chaetophora. Die Bildung der Schwärmer ist vollends in die Zellen der Scheibe verlegt (Fig. 200, *2*). Die Keimungsgeschichte sowohl als auch das Randwachstum (Fig. 200, *2*, *3*) aber zeigen noch deutlich, daß die Scheibe tatsächlich aus verzweigten Zellfäden gebildet wurde, die meistens sehr dicht aneinander rücken.

Der Zusammenschluß ist noch stärker bei Chaetopeltis, die Scheiben derselben halten die Kreisform sehr genau inne, sie vergrößern sich durch Randwachstum in einer Weise, die später an anderen Formen noch hinreichend oft zu erwähnen sein wird. Einzelne Schleimhaare sind vorhanden, allerdings so spärlich, daß Berthold, der Entdecker der Gattung, sie wohl übersehen konnte.

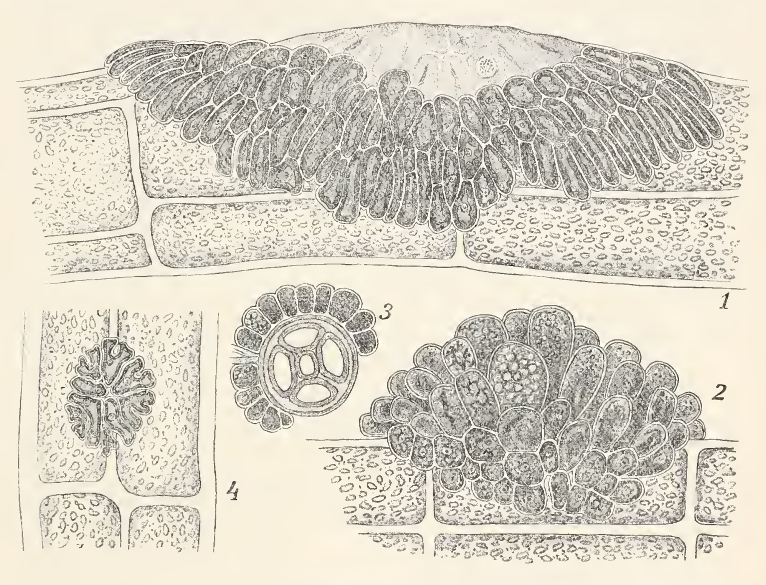


Fig. 201. *Pringsheimia scutata* n. Reinkes Atlas. *1* Ältere Scheibe, aus deren Mittelzellen die Schwärmer entleert sind. *2* Scheibe in Schwärmerbildung begriffen. *3* Querschnitt durch einen Sproß von *Polysiphonia* mit *Pringsheimia*. *4* Junge Scheibe auf *Polysiphonia*.

An diese Reinkes Pringsheimia anzuschließen, hat für mich keine Schwierigkeit. Die Alge bildet auf Polysiphonia usw. regelmäßige einschichtige Scheiben (Fig. 201) mit einem durch Fig. 201, *4* demonstrierten Randwachstum. Besonders die Mittelzellen der Scheibe liefern Schwärmer (Fig. 201, *2*). Haare fehlen völlig, aber Wachstumsweise, Fortpflanzung und Zellenbau stimmen meines Erachtens derart mit Ochlochaete u. a. überein, daß ich keinen anderen Platz weiß als den neben ihnen. Ganz ähnlich wachsen Pseudopringsheimia, Ulvella, Pseudoulvella u. a. bezüglich deren ich auf die Spezialliteratur verweise (Rosnvinge, Huber, Oltmanns, Snow, Lambert, Collins, Wille usw.).

Eine gewisse Sonderstellung dagegen nimmt Chaetosphaeridium ein (Klebahn). Grüne flaschenförmige Zellen, von Scheidenhaaren gekrönt, erscheinen durch leere Schläuche verbunden, welche an der Basis der grünen Zellen entspringen. Die hier nicht im einzelnen zu schildernde Wachstumsweise erinnert an Mischococcus (S. 26), Chlorodendron (S. 241) u. a.

Mit Dicoleon, Conochaete und anderen Gattungen rechnen Wille, Heering u. a. sie in eine Familie, die Chaetopeltideen, unter Einbeziehung von Chaetopeltis und Dicranochaete. Mir scheint die Sache noch zweifelhaft.

Wie bei den Ulvaceen ist auch bei den Chaetophoraceen der Zellenbau dem von Ulothrix ungemein ähnlich. Wir finden wieder einen Zellkern und nicht selten (z. B. Chaetophora) ein Chromatophor von Band- resp. Plattenform, das stark an Ulothrix erinnert, doch ist dasselbe auch häufig eingeschnitten, gelappt, mit Fortsätzen in das Zellumen versehen usw. Das alles läßt sich aber auf die einfache Bandform zurückführen.

Pyrenoide sind meist in Einzahl, gelegentlich auch in Mehrzahl vorhanden.

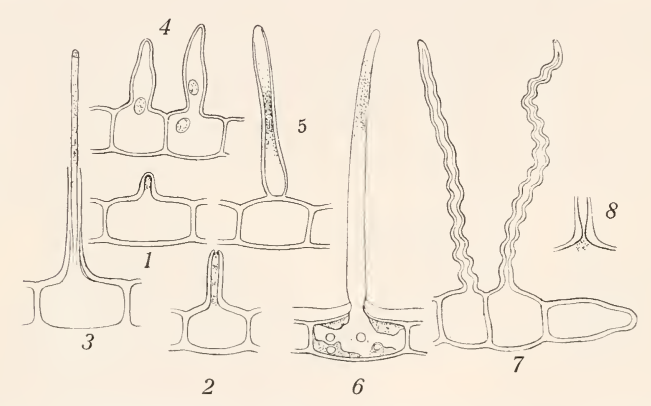


Fig. 202. Chaetophoraceenhaare n. Huber. *1—3 Aphanochaete spec.* *4, 5 Stigeoclonium polymorphum.* *6 Entocladia viridis.* *7, 8 Phaeophila.*

Bau und Entwicklung der Haare zeigen bei den Chaetophoraceen mancherlei Unterschiede. Mit Huber und Moebius kann man fünf Typen aufstellen, in welche sich auch die Glieder verwandter Familien, wie Aphanochaete und Coleochaete, leicht einreihen.

Wir berücksichtigen dieselben gleich an dieser Stelle mit.

1. Draparnaldia, Chaetophora, Stigeoclonium bilden Haare aus den Zweigenden. Die letzten Zellen derselben strecken sich einfach (Fig. 197, *3*), in ihnen verblassen die Chromatophoren, und der Inhalt nimmt scheinbar ab.

2. Bei Chaetonema, Aphanochaete repens A. Br., auch bei einigen Stigeoclonien sind die Haare einzellig. Die erstgenannte Gattung wandelt einfach die Spitzenzelle der Fäden zum langen Haar um, bei den anderen Formen treiben (Fig. 202, *4*) die kriechenden Fäden seitwärts Fortsätze, in welche ein Kern mit entsprechendem Plasma, aber ohne Chromatophor, einwandert. Ist das geschehen, so wird der Fortsatz durch eine Wand abgegliedert (Fig. 202, *5*).

3. Bolbocoleon, Acrochaete, Phaeophila, Entocladia entsenden auch seitlich farblose Fortsätze von erheblicher Länge, es tritt in dieselben Plasma, aber kein Kern und kein Chromatophor ein. Eine Abgliederung findet regulär kaum statt (Fig. 202, *6*). Nur wenn die Tragzelle zum Sporangium wird (Acrochaete), werden die Haare durch eine zarte Membranlamelle getrennt und abgestoßen. Bei Phaeophila kann durch Verdickung der Membran des Haares an dessen Basis sich ein Pfropf bilden, der, wie bei manchen Siphoneen, einen Abschluß herbeiführt (Fig. 202, *7*, *8*). Brechen diese Haare, was sehr häufig ist, ab, so wird der Stumpf von der Tragzelle aus durchwachsen und damit ein neues Haar gebildet. Die so entstehende Scheide entspricht aber nicht derjenigen von Coleochaete.

4. Coleochaete, Chaetosphaeridium, auch Acrochaete und einige andere Chaetophoreen, deren Benennung nicht ganz klar ist, besitzen die berühmten Scheidenhaare (Fig. 202, *3*). Dieselben stellen sich im erwachsenen Zustand dar als lange farblose Gebilde, welche an ihrer Basis von einem mäßig dicken Membranzylinder umschlossen sind. Sie entstehen zunächst als zapfenartige Vorstülpung der ganzen Zellwand (Fig. 202, *1*). Wenn aber der Zapfen sich stark verlängert, folgen die äußeren Lagen der Zellhaut dem Wachstum nicht mehr, sie reißen am Scheitel auf (Fig. 202, *2*) und nur die innerste zarteste Schicht streckt sich weiter und bildet so fast allein das Haar, in welches übrigens, wie die Fig. 202, *3* ergibt, einiges Plasma, aber kein Kern einwandert. Die Haare brechen leicht ab, sind demnach, wie schon Pringsheim für Coleochaete hervorhob, auf älteren Stufen offen.

5. Schleimhaare gibt Huber für Chaetopeltis (inkl. Myxochaete, nach Lagerheim mündlich) an. Diese stellen ausschließlich schleimige Fortsätze der Zellwand dar, der Inhalt ist an ihrer Bildung nicht beteiligt. Einen Übergang von 4 zu 5 bildet vielleicht Chaetosphaeridium globosum (Nordst.) Kleb., bei welchem das Scheidenhaar fast kompakt erscheint, nur ganz zarte Körnchen, welche sich mit Jod färben, lassen das Lumen erraten.

Leptosireae.

Mit den bislang behandelten Formen parallel geht wohl eine Gruppe von Arten bzw. Gattungen, welche alle haarlos sind, und insofern die Einbeziehung in die Chaetophoraceae nicht ganz vertragen. Da sie aber im übrigen gleichen Wuchs und gleiche Fortpflanzung zeigen, folge ich Wille, Heering u. a. und behandle sie an dieser Stelle. Den Typus der Leptosireen sehe ich gegeben in Borzìs Chloroclonium und Ctenocladus, wie auch in Kuckucks Sporocladus, die neuerdings etwas verschieden benannt werden. Ihnen reiht sich auch wohl Microthamnion an (Greger). Sie alle wachsen wie Stigeoclonium mit einer Sohle, welche aufrechte, verzweigte Wasserstämme in so großer Zahl entwickelt, daß meist Rasen oder Polster resultieren. Die Fortpflanzungsorgane entstehen an den Enden der letzten Auszweigungen (Fig. 203) zum Teil in besonders geformten Sporangien.

Mancherlei mehr oder weniger reduzierte Formen leiten hinüber zu Willes Pseudoclonium. Die Sohle ist unregelmäßig, von ihr erheben sich kurze Zweige mit sehr stark nach verschiedenen Richtungen gekehrten Ästen, die so dicht stehen, daß scheinbar ein parenchymatisches Gewebe entsteht, das dann an Pleurococcus erinnert. Fast alle Zellen können Schwärmer bilden. Hieran schließt sich Pleurastrum Chodat (Pseudopleurococcus Snow) eine Gattung, von welcher nur die Sohle bekannt ist. Diese allerdings erscheint befähigt, aus jeder Zelle Zoosporen zu bilden. Da die Selbständigkeit der letzten Form angezweifelt wird, ist wohl erneute Prüfung am Platze. Ohnehin bedarf die ganze Gruppe der Durcharbeitung, und wenn Pleurastrum wirklich eine selbständige Art ist,

könnte sie ebenso gut zu den Endodermen gestellt werden. — WEBER VAN BOSSES Trichophilus und Trentepohlia spongophila, die Gomontien, gehören wohl hierher finden aber an anderer Stelle Berücksichtigung. — Man vergleiche bezüglich dieser und der vorigen auch WILLE, SCHMIDLE, SCHAARSCHMIDT, CHODAT.

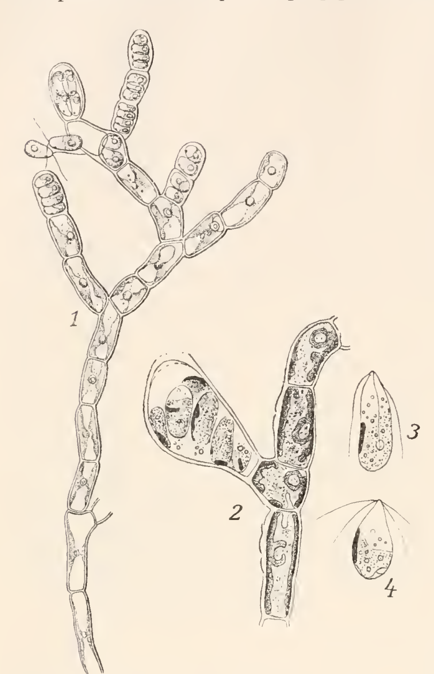


Fig. 203. *1 Chloroclonium elongatum* n. BORZI. *2—4 Sporocladus fragilis* n. KUCKUCK.

Pleurococcus.

Die Gattung Pleurococcus hat eine lange Geschichte. Sie ganz zu verfolgen, hieße eine Geschichte des Pleomorphismus schreiben. Wir begnügen uns mit wenigem.

Nachdem wir oben (S. 265) einige Formen, die früher den Namen Pleurococcus führten, wegen ihres Glockenchromatophors und ihrer Sporen-(Aplanosporen-)bildung den Chlorellen eingereiht, bleiben in der Gattung Pleurococcus heute nur wenige Arten.

Sie alle stellen (Fig. 204) nach ARTARI, GAY, CHODAT u. a. rundliche isolierte oder auch zusammenhängende und dann gegeneinander abgeflachte Zellen mit mässig dicker Wandung dar. Diese führen einen Zellkern und ein Plattenchromatophor, das an die gleichnamigen Organe bei Hormidium usw. erinnert. Die Arten, welche heute in die Gattung gerechnet werden, haben kein Pyrenoid. Es handelt sich in erster Linie um Pleurococcus Naegelii Chodat, den WILLE neuerdings als Protococcus vulgaris Agardh bezeichnet. Ob das Zurückgreifen auf die alten Zeiten in diesem Falle nötig sei, erscheint mir sehr zweifelhaft. Man kann die Nomenklaturregeln auch zu weit ausdehnen. Wenn WILLE mit seiner Auffassung durchdringt, dann haben wir Protococcus unter den Pleurococcaceen und unter den Protococcaceen keinen Protococcus.

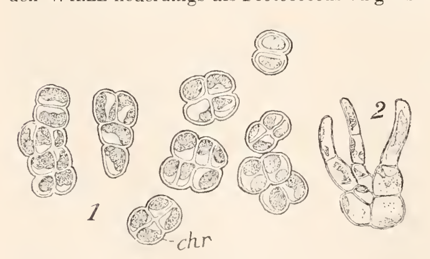


Fig. 204 n. CHODAT. *1 Pleurococcus Naegelii. 2 Pl. Naegelii*, fadenbildend. *chr* Chromatophor.

Die Zellen vermehren sich, zum Unterschied von Chlorella, durch einfache Zweiteilung, wie höhere Algen auch. Die jungen Zellwände setzen also an die alten an. Folgen mehrere Teilungen aufeinander, so pflegen die Teilungsrichtungen aufeinander senkrecht zu stehen (Fig. 204.)

Je nachdem die Abrundung der Tochterzellen gegeneinander früher oder später erfolgt, resultieren entweder sehr bald kugelige Einzelzellen oder aber wenigzellige Verbände von der in Fig. 204 angegebenen Form. Erstere wie letztere pflegen dann in lockeren Haufen massenhaft beisammen zu liegen.

Artari und Gay fanden in ihren Kulturen nur die eben erwähnten Formen; sie betrachten danach den Pleurococcus als einzellige Alge, die sich nur durch Teilung vermehrt. Allein Chodat zeigte, daß Pleurococcus zu kurzen Fädchen auswachsen kann (Fig. 204, *4*), die auch zu schwacher Verzweigung befähigt sind. Senn bestätigte diese Beobachtung. Solche Stadien dürften den Gebilden sehr ähnlich sein, welche unter Pleurastrum (Pseudopleurococcus) gehen. Chodat behauptete dann auch, daß aus fast jeder Pleurococcuszelle Zoosporen, Aplanosporen, ja Isogameten hervorgehen könnten. Er beschrieb auch Trochiscia- und Hormotilastadien. Von alledem ist heute auch bei ihm selbst nicht mehr die Rede (s. a. Petersen). Mit Chodat kann man die Pleurococcen am besten als reduzierte Chaetophoreen auffassen. Jene Reduktion aber erfolgte auf Grund der Lebensweise. Wir finden die Alge an Mauern, Steinen, Zäunen, Bäumen usw. Sie verträgt ohne weiteres das Austrocknen auf ziemlich lange Zeit und damit die Sistierung des Wachstums; nach Benetzung durch Regen usw. wächst sie weiter. Darin gleicht sie den Hormidien, und wie bei diesen die Zellteilung und die alsbald folgende Trennung der Schwesterzellen in der Fortpflanzung die Oberhand gewonnen, so geschah es auch bei Pleurococcus. Fadenbildung und Verzweigung sind ebenso selten geworden wie die Vermehrung durch Schwärmer.

Natürlich taucht jetzt die Frage auf, ob denn Pleurococcus überhaupt eine selbständige Gattung ist, oder ob er nicht in den Formenkreis eines Stigeoclonium oder irgendeiner ähnlichen Alge hineingehört. Erwiesen ist das letztere bislang durch saubere Kulturen nicht, und man wird auch wohl solchen Beweis in Ruhe abwarten können.

b) Die Fortpflanzung

der Ulotrichaceen, Ulvaceen und Chaetophoraceen behandeln wir einheitlich, so bunt sie ist, kehren doch in den verschiedenen Familien fast immer die gleichen Vorgänge wieder.

1. Die Schwärmerformen.

Die beweglichen Fortpflanzungszellen lassen meist drei Typen erkennen, nämlich die Makrozoosporen, die Mikrozoosporen und die Gameten. Darüber ließen die Untersuchungen von Klebs keinerlei Zweifel. Pascher hat seine Angaben bestätigt und im einzelnen auch dadurch erweitert, daß er zahlreiche Messungen vornahm.

Ulothrix greifen wir wiederum als Typus heraus. Die Makrozoosporen entstehen in jeder Fadenzelle durch sukzessive Zweiteilung (Fig. 191, *B*), wobei in bekannter Weise (vgl. Kap. Schwärmer) eine äußere Blase, sowie Vakuole und Vakuolenwand unbeteiligt bleiben.. Die Zahl der Schwärmer variiert, bald wird nur einer gebildet, bald mehrere, niemals aber viele. Die Makrozoosporen treten durch eine Öffnung in der Wand aus (Fig. 191, *B*), anfänglich noch in die obenerwähnte Blase eingeschlossen. Sind sie von dieser befreit, so erkennt man (Fig. 191, *C*) vier Wimpern, ein Chromatophor am Hinterende und einen sehr deutlichen Augenfleck, der weit nach vorn gerückt ist. Die Makrozoosporen bewegen sich mäßig lange (bis 24 Stunden) und keimen dann direkt, indem die nackte Zelle sich seitlich dem Substrat anschmiegt (Fig. 191, *D*) und unter gelinder Verbreiterung festsaugt. Nachdem eine Membran gebildet, entsteht von dieser primitiven Haftscheibe ein Rhizoid nach der einen, ein grüner Faden nach der anderen

Seite (Fig. 191, *E*). An diesen Bildungen sind Spitze und Basis des Schwärmers unbeteiligt, die Vorstülpungen gehen von den Flanken aus. Die Wachstumsachse des Keimlings ist also um 90° gegen die Hauptachse des Schwärmers gedreht.

Die Mikrozoosporen von Ulothrix entstehen in größerer Zahl in einer Zelle als die Makrozoosporen. Demgegemäß sind sie kleiner und schlank, birnförmig. Der Augenfleck liegt etwa in der Mitte des Schwärmers, in der Regel sind vier Geißeln vorhanden, doch gibt es auch Mikrosporen, welche deren nur zwei führen. Im allgemeinen haben die größten vier, die kleinsten zwei Wimpern, eine Zwischenstufe hat anfänglich vier Cilien, stößt aber zwei davon früher oder später ab. Die Mikrosporen bewegen sich verhältnismäßig lange (2—6 Tage), sie setzen sich mit dem Mundende fest und treiben ein Rhizoid an der Anheftungsstelle (Fig. 191, *G*). Die Mikro- und Makrozoosporen haben eine verschiedene phototaktische Empfindlichkeit, bei geeigneter Belichtung sammeln sie sich an verschiedenen Stellen der Kulturgefäße und können so voneinander getrennt werden.

Die Gameten (Gametozoosporen Paschers) entstehen wie die Mikrozoosporen (Fig. 205), sind aber immer mit nur zwei Cilien versehen. Ihr Augenfleck liegt in der Mitte des etwas gedrungenen Zelleibes. Die Bewegungen sind besonders lebhaft. Die Mikrozoosporen bilden offenbar das Zwischenglied zwischen den Makrozoosporen und den Gameten, darauf weist schon der oft eintretende Verlust des zweiten Geißelpaares hin. Auch in den Größenverhältnissen, der Anordnung der Stigmen usw. gibt es vielfache Übergänge, wie Pascher zeigte. Dieser wies aber auch auf Grund der Variatonsstatistik nach, daß für jeden Typus eine gewisse Größe einigermaßen konstant auftritt.

Die Kopulation der Gameten (Fig. 205, *C—E*) erfolgt leicht und glatt, wenn man solche verschiedener Abstammung vor sich hat. Dagegen zeigte Dodel, daß Schwärmer aus der nämlichen Zelle keine Vereinigung eingehen. Die Verschmelzung der Gameten vollzieht sich in der üblichen Weise durch seitliches Aneinanderlegen. Die resultierende Zygote wird infolge der Verlängerung des Hinterendes spindelförmig (Fig. 205, *E*). Schon hierdurch unterscheidet sie sich von den Makrozoosporen, außerdem natürlich durch die zwei Chromatophoren und zwei Augenflecke. Später erfolgt unter Verlust der Cilien Ruhe, Abrundung und Umhüllung mit Membran (Fig. 205, *F*).

Die Sexualzellen können sich aber auch parthenogenetisch entwickeln. Ein Zusatz von 0,5 % einer Nährsalzlösung genügt u. a. nach Klebs, um die Kopulation völlig aufzuheben. Dann runden sich die Gameten ohne weiteres ab, umgeben sich mit Membran und stellen Parthenosporen dar, welche, wie die Zygoten, eine Zeitlang ruhig liegen bleiben.

Die Keimung der Zygoten und Parthenosporen von Ulothrix zonata erfolgt nach Klebs (Fig. 205, *G*) gleichartig, indem beide nach Sprengung der derben Dauermembran sich in einige unbewegliche Zellen teilen, welche direkt — ohne Schwärmerbildung — zu neuen Fäden auswachsen. Wahrscheinlich besteht insofern ein Unterschied, als die Parthenosporen nur zwei, die Zygoten dagegen vier Zellen bei der Keimung bilden.

Dodel schildert den Vorgang für die gleiche Art etwas anders. Bei seinen Zygoten zerfiel der Inhalt in ziemlich zahlreiche Zellen, deren jede einen deutlichen Augenfleck erkennen ließ. Der genannte Beobachter hielt diese Gebilde für Zoosporen, sah aber deren Austritt nicht; er deutet an, daß einige von ihnen wohl in der Zygote keimen möchten. Man ist zeitweilig an Dodels Angaben etwas irre geworden, allein neuerdings fand

Jörstad, die Zygoten von Ul. subflaccida in Keimung. Diese liefern eine größere Zahl von unbeweglichen Zellen ohne Augenfleck — Aplanosporen —, welche nach Sprengung der Haut zu neuen Fäden auswachsen. Alle Angaben wären verständlich, wenn man sagt, daß ursprünglich Zoosporen aus der Zygote hervorgingen, daß aber in gewissen Fällen Aplanosporen an deren Stelle getreten sind.

Hormidium entwickelt aus den vorher mehrfach geteilten Fadenzellen je einen zweiwimperigen Schwärmer ohne Augenfleck (Fig. 192). Dieser wird durch schwache Krümmung dorsiventral und trägt das Chromatophor am Rücken. Die Bewegungen sind eigenartig (s. Klebs), pendelnd oder hüpfend, die Bauchseite bleibt immer unten. Bei mehreren Arten wurde geschlechtliche Fortpflanzung nicht wahrgenommen, nur bei Hormidium flaccidum (Ulothrix fl.)



Fig. 205. *Ulothrix zonata* n. Klebs. *A* Gametenbildung. *B* Gamet. *C—E* Kopulation. *F* Zygote resp. Parthenospore. *G* deren Keimung. *H* Faden mit Parthenosporen (*p*), daneben gekeimte Zoosporen (*z*).

weiß man durch Wille, daß etwas ungleiche zweiwimperige Gameten miteinander kopulieren.

Mikrospora hat wie Ulothrix drei Schwärmerformen, die freilich wohl nicht ohne weiteres mit diesen verglichen werden können. Man kennt Zoosporen mit zwei Geißeln und solche mit vier Geißeln, in ihren Typen scharf unterscheidbar. Der Augenfleck fehlt häufig, kommt aber auch zur Beobachtung. Lagerheim nennt diese beiden Megazoosporen. Außerdem finden sich Schwärmer mit zwei Geißeln, stets ohne Augenfleck, die als Gameten angesprochen werden.

Die Ulvaceen besitzen wieder vierwimperige Makrozoosporen, außerdem sind Gameten mit zwei Geißeln bei allen Gattungen bekannt (Areschoug, Reinke, Thuret, Chodat, Schiller), die normal kopulieren, aber auch parthenogenetisch keimen können. Bei Ulva und Enteromorpha sind die nicht verschmelzenden Gameten (Parthenogameten) etwas größer als die kopulierenden. Außerdem werden Riesengameten erwähnt, die weder einen Geschlechtsakt eingehen noch sich parthenogenetisch weiter entwickeln. Gerade sie müssen wohl erneut geprüft werden. Die Zygoten gehen nach Reinke bei Monostroma bullosum in ein Dauerstadium über, nach Chodat keimen sie alsbald. Enteromorpha

compressa hat Dauerzygoten, Ulva läßt die Kopulationsprodukte sehr bald keimen Danach dürften die Dinge von Fall zu Fall verschieden sein.

Die Chaetophoreen zeigen sehr interessante Beziehungen der verschiedenen Schwärmersorten zueinander, die Klebs und Pascher in erster Linie aufhellten. In der gleichen Gattung können die Dinge verschieden liegen. Stigeoclonium longipilum hat, genau wie Ulothrix, Makro- und Mikrozoosporen mit vier Geißeln, außerdem kleinere Schwärmer, die leider bei der Beobachtung zugrunde gingen, mit zwei Cilien, immerhin wohl als Gameten angesprochen werden können. Die Mikrosporen erinnern insofern an Ulothrix, als sie ein Geißelpaar abstoßen können, aber sie zeigen auch etwas Neues, sie bilden in den Mutterzellen leicht und häufig Aplanosporen oder, wenn sie jene verlassen haben, ruhende Zellen, welche erst nach längerer Zeit keimen. Andeutungen davon sind ja schon bei Ulothrix vorhanden.

Stigeoclonium fasciculare besitzt wiederum drei Typen von Schwärmern. Makrozoosporen mit vier Geißeln als die größten, Schwärmer mit zwei Wimpern als mittlere und vierwimperige Mikrozoosporen, die zwei Geißeln abstoßen können, als die kleinsten. Und nun das Merkwürdige: Die Mikrozoosporen sind die Geschlechtszellen, sie kopulieren oder keimen auch parthenogenetisch, in beiden Fällen bilden sie ruhende Zellen.

Stigeoclonium tenue hat überhaupt keine Schwärmer mit zwei Geißeln, sondern nur Makro- und Mikrozoosporen; letztere sind echte oder Partheno-Gameten; die Zygoten bzw. die Parthenosporen werden zu Dauerzellen.

Diese Verhältnisse kehren alle bei Draparnaldia in ganz derselben Weise wieder. Schon Pringsheim hatte die Mikrozoosporen als Dauerschwärmer bezeichnet, weil er sie zur Ruhe kommen und nicht sofort keimen sah. Klebs klärte dann die Sache wesentlich im obigen Sinne und zeigte auch, daß die Zygoten bzw. Parthenosporen bei der Keimung keine Schwärmer entlassen, sondern in zwei oder vier unbewegliche Zellen zerfallen, um dann ganz wie bei Ulothrix zu Fäden auszuwachsen. Pascher wies darauf hin, daß die Gameten auch im amöboiden Zustande miteinander verschmelzen können.

Chaetophora hat nun aber — wenigstens soweit die Beobachtungen reichen — neben den vierwimperigen Zoosporen zweigeißelige Gameten, die sich im übrigen verhalten wie die von Draparnaldia und Stigeoclonium.

Iwanoffia, im Wuchs ganz mit Stigeoclonium übereinstimmend (s. oben) hat wieder nur Makro- und Mikrozoosporen mit zwei Geißeln.

Auch sonst wechselt der Bau der Schwärmer von Gattung zu Gattung, ohne daß es nötig wäre, hier alles zu erörtern. Natürlich ist auch nicht jede eizelne Form geklärt. Erwähnt sei, daß für Chaetopeltis, Ulvella, Entocladia, Pringsheimia, Acrochaete, Phaeophila Gameten mit zwei Wimpern angegeben werden.

Sehr wenig wissen wir über das Schicksal der Pflänzchen, welche aus den verschiedenartigen Schwärmern hervorgehen. Im allgemeinen wird man geneigt sein, zu glauben, daß die aus einem beliebigen Keim hervorgehenden Fäden imstande sind, Mikro- oder Makrosporen oder Gameten zu bilden und zwar je nach den äußeren Bedingungen (s. a. Ström). Allein das trifft nicht ganz zu. Pascher gibt an, daß aus Schwärmern, welche eine Mittelstellung, z. B. zwischen Makro- und Mikrosporen einnehmen, Zwergpflänzchen hervorgehen, welche — meist wenigzellig — sehr rasch zur Bildung von Makrozoosporen — und nur von solchen — schreiten. Er sah das bei Stigeoclonium und Draparnaldia, Iwanoff fand ähnliches bei Iwanoffia terrestris, Berthold bei Chaetophora. Hier, wie auch bei Chaetopeltis,

lieferten die Zwerge — oft nur einzellig — Zoosporen, die wiederum Zwerge erzeugten. Ein Zeichen dafür, daß auch Mikrozoosporen nanistische Formen liefern können. Erneute Prüfung wird wohl nötig sein, um klar zu legen, wie weit hier die Kulturbedingungen einen entscheidenden Einfluß ausübten, wenn auch die Grundlagen des oben Erwähnten damit kaum erschüttert werden dürften.

Pascher möchte in unserer Gruppe zwei Reihen unterscheiden, die Tetracontae und die Dicontae. Die ersteren sind ihm die ursprünglichen. Ich glaube freilich mit anderen Forschern, daß heute noch nicht genügend Tatsachen bekannt sind, um das durchzuführen. Außerdem mag man fragen, ob die Geißeln allein so bedeutungsvoll für die Systematik sind, um auf sie alles aufzubauen, sonst müßten wir auch bei den Volvocales Carteria und Chlamydomonas trennen, weil die eine zwei, die andere vier Geißeln hat, um sie in verschiedene Familien zu bringen. Die Zweifel steigen, wenn man bedenkt, daß ein uns wichtig erscheinendes Organ, der Augenfleck, bei der nämlichen Art gebildet wird oder fehlt, wie z. B. bei Microspora.

Ob damit unsere heute aufgestellten Anordnungen der Ulotrichales gerechtfertigt werden, mag dahingestellt sein. Wir haben doch oben alle Familien auf Grund des vegetativen Baues abgegrenzt und gegliedert. Das Ideal wird dieses kaum sein, aber wir haben einstweilen nichts Besseres.

2. Die unbeweglichen Fortpflanzungszellen.

Unter der Einwirkung der Außenwelt können die Ulotrichales mancherlei abweichende Fortpflanzungserscheinungen in die Wege leiten, die vielfach ungünstige Lebensbedingungen indizieren. Sie erscheinen mit Vorliebe in großen und kleinen Kulturen, die doch gewiß häufig Lazarette sind, daneben auch im Freien an mancherlei abweichenden Standorten, s. z. B. Lechmere.

Wir behandeln zunächst die Aplanosporen; das sind, allgemein gesagt, Zoosporen, welche die Beweglichkeit eingebüßt haben, und zwar darf man sie in unserer Gruppe als Derivate der Mikrozoosporen in erster Linie ansprechen, die ja immer die Neigung haben, unbewegliche und zeitweilig ruhende Zellen zu bilden. Wir werden freilich im Folgenden meist von Zoosporen sprechen, weil die älteren Beobachter, welchen wir gute Angaben verdanken, Makro- und Mikrosporen nicht scharf geschieden haben.

Schon Pringsheim und besonders Wille haben einen großen Teil der hier zu besprechenden Dinge in diesem Sinne gedeutet und letzterer wies darauf hin, daß die Bildung der Aplanosporen stets mit einer Kontraktion des Zellinhaltes verbunden ist, die bei den Akineten (s. unten) nicht vorkommt.

Es sind nun allerlei Übergänge von den Zoosporen zu den Aplanosporen von Ulothrix vorhanden. In gewissen Fällen (Fig. 206, *3*) schlüpfen die Schwärmer nicht aus einer Öffnung in der Membran aus, sie müssen sich vielmehr durch die verquollene Wand hindurcharbeiten. Das mißglückt nicht selten und die Zoosporen keimen in der Gallerte.

Ein weiterer Schritt ist dann durch Ul. implexa u. a. gegeben (Fig. 206, *4*); hier werden Zoosporen angelegt, aber sie werden nicht frei, kommen vielmehr nach einigen amöboiden Bewegungen zur Ruhe, umgeben sich mit derber Membran, erhalten Reservestoffe und können nun schlechte Zeiten überstehen. Das sind Hypnosporen, und solche werden auch bei anderen Spezies gebildet, z. B. bei der in Fig. 206, *1, 2* wiedergegebenen Form. Daß hier wie auch sonst Hypnosporen in Mehrzahl in einer Zelle entstehen, kann nach dem Gesagten nicht Wunder nehmen.

Aplanosporen gibt Piercy auch für Hormidium flaccidum an.

Die Hypnosporen liefern bei der Keimung normale Ulothrix-Pflänzchen, ob direkt oder unter Bildung von Zoosporen, ist mir nicht ganz klar, wahrscheinlich ist beides möglich.

Für Stigeoclonium, Chaetophora und Draparnaldia beschrieb zuerst Pringsheim, später andere Autoren (Kirchner, Wille, Gay, Klebs usw.) Dauerzellen (Fig. 197, *4*). Sie entstehen meistens in Einzahl, gelegentlich aber auch zu zweien und vieren in der Mutterzelle, indem der plasmatische Inhalt sich von der Wand zurückzieht und sich mit einer neuen eigenen Membran umgibt. Später kann sich reichlich gelbes Öl ansammeln und dann pflegt ein Ruhestadium zu folgen, besonders wenn die Membran sich noch stark verdickt hat. Soweit Beobachtungen vorliegen (Gay für Stigeoclonium), keimen diese Zellen direkt nach längerer oder kürzerer Ruhe. Diese Aplanosporen entstehen in den Ästen, welche sonst Schwärmer erzeugen;

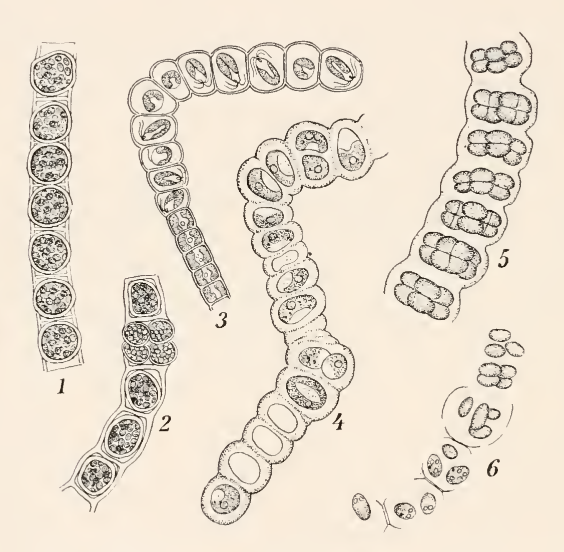


Fig. 206 n. Gay u. Cienkowski. *1*, *2* Hypnosporen von *Ulothrix* spec. *3* Zoosporen von *Ulothrix* spec., einzeln in Zellen mit verschleimender Membran. *4* *Ulothrix moniliformis*, Aplanosporen (?) in Gallerte. *5*, *6* Schizomeris-Stadien von *Ulothrix mucosa*.

sie können (Fig. 197, *4*) ganze Ketten bilden, die erst später auseinanderfallen. Aus diesem Umstande, sowie aus der Tatsache, daß Pringsheim schwache Bewegungen vor der Bildung der Aplanosporen wahrnahm und Klebs in den jungen Stadien derselben auch einen Augenfleck demonstrierte, geht ebenso, wie das für Ulothrix gezeigt wurde, hervor, daß hier Schwärmer vorliegen, die nicht zum Ausschlüpfen kamen. Ganz deutlich haben wir es mit Mikrozoosporen zu tun, und Klebs deutet, wie mir scheint, mit Recht an, daß zwischen den in den Mutterzellen gebildeten und den nach dem Freiwerden abgerundeten kein wesentlicher Unterschied besteht.

Bestätigt wird diese Auffassung durch Cienkowskis Beobachtung, nach welcher bei einer Stigeocloniumspezies der Zellinhalt nackt austrat, aber

sich unmittelbar vor der Mutterzelle mit Membran umgab, um zur Ruhespore zu werden.

Cienkowski fand bei Ulothrix mucosa sogenannte Schizomerisstadien (Fig. 206, *5*, *6*). Die Gliederzellen zerlegen sich durch feste Längs- und Querwände in Zellgruppen, welche Sarcina-Ballen nicht unähnlich sehen. Die Päckchen liegen zunächst dicht beisammen, durch Verquellung der Wände aber können sie isoliert werden, und schließlich sah Cienkkowski aus jeder Zelle Schwärmer hervorgehen. Auch Stigeoclonium bildet nach genanntem Verfasser, wie nach Gay, ähnliche Zellgruppen in den Wasserstämmen. Die normalen Mikrosporen werden (Klebs) aus den Mutterzellen durch sukzessive Zweiteilung gebildet, dabei treten immer feste, wenn auch sehr zarte Wände auf. Es ist nur ein kleiner Schritt zu diesen Bildungen, wenn man annimmt, daß bei „Schizomeris" die Mikrosporen unbeweglich wurden. Damit stimmt es, daß auch diese Zellteilungen nicht ins Ungemessene gehen.

In ihrer typischen Ausbildung stehen den Aplanosporen die Akineten ganz scharf gegenüber, mag auch im Einzelfall die Unterscheidung nicht ganz leicht fallen. Es sind das — ich modifiziere Willes Definition ein wenig — Umwandlungsprodukte normaler vegetativer Zellen. Bei ihrer Bildung wird eine Kontraktion des Zellinhaltes niemals beobachtet. Im einfachsten Fall werden, wie bei den Conjugaten (S. 89), die Fäden in einzelne Gliederzellen oder in ganz kurze wenigzellige Stäbchen — fast wie bei den Bakterien — zersprengt, ohne daß sonstige Veränderungen bemerkbar wären. Jedes Teilstück kann sofort zu einem neuen Faden auswachsen. Das ist charakteristisch für Hormidium (s. auch Piercy) und vor allem für Stichococcus, der sich nur auf diese Weise vermehrt.

Im Grunde dasselbe ist es, wenn bei Pseudoclonium (S. 303) einzelne Zellen oder Gruppen von solchen aus den Verzweigungssystemen losgelöst werden, um neu auszuwachsen. Interesse hat das nur deshalb, weil auf diese Weise zeitweilig Pleurococcus-ähnliche Körper zum Vorschein kommen. Ganz analog lösen sich bei den Ulvaceen, z. B. bei Monostroma nach Reinke einzelne Zellen oder kleine Zellkomplexe vom Rande des Thallus los, um sofort wieder auszuwachsen. Das Zerreißen der Thallome von Ulva in der Brandung, das Fortschwemmen der Stücke, ihr Fort- oder Anwachsen an anderer Stelle gehört auch hierher.

Akineten entstehen bei Ulothrix (Gay u. a.) häufig durch Verquellen der Längs- und Querwände in den Fäden (Fig. 207, *3*), dabei behalten die Zellen ihre Zylinderform bei und können, nachdem sie vollends isoliert sind, zu neuen Fäden, ohne weitere Formalität, auswachsen. Manche Autoren sprechen hier unnötig von hormosporoiden Stadien. Diesen schließen sich ausdauernde Akineten (Ruhezellen) an, wie sie Rosenvinge, Wille, Gay u. a. beschrieben haben; sie unterscheiden sich (Fig. 207, *1*, *2*) von den ersteren durch etwas derbere Membran und durch Aufspeicherung von Reservesubstanz, im übrigen können sie wie jene direkt keimen. Gay spricht von Hypnocysten.

Verzweigte Gattungen können sich ähnlich verhalten, so bildet Stereococcus (Wille) End- oder Gliederzellen seiner aufrechten Fäden zu inhaltsreichen, aufgetriebenen Gebilden um, welche sich loslösen und dann alsbald direkt zu neuen Fäden auswachsen. Stigeoclonium setigerum produziert in der Kultur, besonders an den Fadenenden, runde Zellen, welche durch Verschleimung der Haut frei werden und dann gelegentlich Protococcus-ähnliche Haufen bilden. Auch sie sind mit Reservestoffen gefüllt und keimen direkt. Die Akineten, welche Gay an Stigeoclonium variabile wahrnahm, sind, ähn-

lich wie die von Ulothrix, mit einer derben Haut versehen, sie liefern im Gegensatz zu den vorerwähnten bei der Keimung Zoosporen.

Das führt hinüber zu den berühmten Palmellen, die wohl auch als Akineten angesprochen werden können. Cienkowski entdeckte sie an Ulothrix und Stigeoclonium, Gay, Tilden u. a. beschrieben sie ebenfalls. Die Gliederzellen eines Ulothrix-Fadens lösen sich nicht bloß aus dem Verbande wie in Fig. 207, *3*, sie teilen sich auch der Länge nach, und indem alle Tochterzellen sich abrunden sowie ihre Membranen verquellen lassen, entstehen Gallerthäufchen (Fig. 207, *4*, *5*, *6*), die nicht selten mit noch unveränderten Fadenstücken verbunden sind.

Bei Stigeoclonium entstehen durch ganz ähnliche Vorgänge Haufen runder Zellen vorzugsweise aus der Sohle (Fig. 195, *5*, *6*), wenn die Pflanze in ungünstigen Verhältnissen lebt bzw. Hemmungen irgendwelcher Art erfährt (Livingston). Jene füllen sich mit Stärke, können wohl auch noch ein-

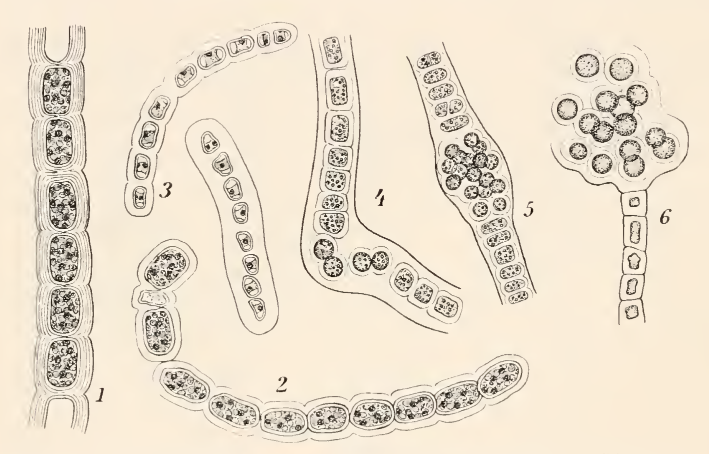


Fig. 207 n. Gay u. Cienkowski. *1* Akineten von *Ulothrix* spec. *2* Dies. von *Ul. tenerrima*. *3* Dies. von *Ul. subtilissima*. *4—6* Palmellastadien von *Ul. mucosa*.

mal eine Vierteilung erfahren, aber weitere Teilungen werden hier wie in den meisten anderen Fällen nicht angegeben, und deshalb vermag ich diese kugeligen Zellen auch nicht denjenigen der Scenedesmaceen usw. an die Seite zu stellen, vermag auch einem Polymorphismus nicht das Wort zu reden.

Die „Palmellen" lösen sich durch Verschwinden der gemeinsamen Gallerthülle aus dem Verbande. Sie können ruhen und unter geeigneten Bedingungen keimen. Das geschieht unter Bildung von Schwärmern, die in größerer Zahl (Fig. 195, *7*) austreten, zur Ruhe kommen und dann normale Fäden bilden. Auch Aplanosporen, welche sofort keimen, werden angegeben. Welcher Art die Schwärmer sind, steht nicht fest. Cienkowski gibt für Stigeoclonium solche mit zwei Geißeln an. Das könnten Gameten sein, die parthenogenetisch keimen oder nach Tilden kopulieren.

Auch andere Gattungen zeigen ähnliche Bildungen, z. B. erwähnt Huber für Chaetonema kugelige Zellen, welche Knospungen zeigen, später aber wohl Schwärmer bilden.

Chodat gibt des weiteren, freilich ohne daß seine Befunde bislang anderweit bestätigt wurden, an, daß speziell in Nährsalzlösungen Monostroma bullosum in ein Schizochlamys-ähnliches Stadium übergehen könne, und daß fernerhin unter Vergrößerung und Einlagerung von Reservesubstanzen Thalluszellen sich in ruhende Akineten umwandeln. Durch einige Teilungen können diese Dauerzellen Häuflein („Hypnothalli") bilden. Alle diese Körper keimen unter Bildung von zweiwimperigen Gameten, deren Zygoten sich in der oben geschilderten Weise entwickeln.

Die oben vertretene Auffassung, daß die Palmellen den Akineten an die Seite zu stellen seien, ist natürlich nicht erwiesen, man könnte auch andere Deutungen suchen. Immerhin scheinen sie mir Hemmungsbildungen vegetativer Zellen zu sein, die befähigt sind — wie die normalen Thalluszellen — Schwärmer zu entwickeln.

Anhang: Prasiolaceae (Blastosporaceae).

Die schon bei den Ulothrichaceen gelegentlich vorhandene Neigung zur Bildung von unbeweglichen Fortpflanzungszellen ist bei den Prasiolaceen so weit entwickelt, daß Schwärmer überhaupt nicht mehr zur Beobachtung kommen. Alle Arten dieser Gruppe pflanzen sich, soweit wir wissen, nur durch unbewegliche Zellen fort.

Das hängt zum Teil mit der Lebensweise zusammen, denn die Prasiola-Arten bevorzugen feuchte Orte, wie Baumrinden, Dachtraufen usw., doch kommen andere Spezies im Wasser vor, z. B. wächst Pr. mexicana in kalten Flüssen der Cordilleren, Pr. Sauteri in Alpenbächen usw., während Pr. stipitata vielerorts auf festem Substrat unmittelbar an der Meeresoberfläche und oberhalb derselben vorkommt; das gilt auch für Formen von Pr. crispa u. a., welche im übrigen im Binnenlande weit verbreitet ist. Daß die Pflanzen organische Nahrung gebrauchen, ist nicht erwiesen.

Früher konnte man wohl die drei Gattungen Schizogonium, Gayella, Prasiola unterscheiden, heute betrachtet man Gayella und Schizogonium nur als Entwicklungsstufen der verschiedenen Prasiola-Arten. Das gründet sich auf sorgfältige Vergleiche, nicht aber auf Kulturen. Die Literatur über unsere Gruppe ist sehr zerstreut, das wichtigste findet sich bei Imhäuser, Lagerheim, Gay, Lagerstedt, Wildeman, Wille, Börgesen, Brand.

Prasiola ist von allen anderen Faden- und sonstigen Algen durch ein sternförmiges Chromatophor zu unterscheiden, das in seinem Mittelstück ein Pyrenoid führt. Stärke soll fehlen. Ein Zellkern ist zugegen. Die Wand besteht innen aus Zellulose, außen aus einer Cuticularschicht unbekannter Zusammensetzung.

Das Schizogonium-Stadium der Prasiola (Fig. 208, *1*) stellt im einfachsten Fall eine Reihe kurzer Zellen dar, die sich durch Querteilungen verlängert. Treten zu diesen Längsteilungen nach verschiedener Richtung, so entsteht ein annähernd zylindrischer Körper, der im Innern fest ist und eine fast Sarcina-ähnliche Anordnung seiner Elemente zeigt. Das ist das Gayella-Stadium. Durch Längsteilungen in einer Richtung entstehen aus dem Schizogonium schmale Bänder und diese führen dann durch weitere Zerlegung hinüber zu den oft sehr breiten Flächen der eigentlichen Prasiola (Fig. 208, *3*). Nach Imhäuser erfolgt bei Prasiola crispa der Übergang aus der Fadenform in die Flächenform oft sehr zeitig, läßt aber auch häufig lange auf sich warten, so daß bisweilen sehr zahlreiche Fäden entstehen; z. B. fanden sich an einem bestimmten Standorte bei Marburg den ganzen Sommer hindurch nur die Fäden, erst vom September bis November wurden Flächen gebildet.

Prasiola furfuracea, stipitata u. a. bilden nur relativ kurze Fäden und gehen sehr bald zur Flächenbildung über. Bei diesen Formen, wie bei Pr. crispa, ist das Wachstum an verschiedenen Stellen der Flächen häufig ungleichmäßig und führt, da es in der Mitte stärker einzusetzen pflegt als am Rande, zu Krümmungen; ja bei Pr. furfuracea können auf diesem Wege schlauch- oder blasenähnliche Körper mit relativ enger Öffnung entstehen. Da die Teilungen meist kreuzweise erfolgen, ist häufig eine Tetradenordnung der Einzelzellen wahrzunehmen (Fig. 208, *3*).

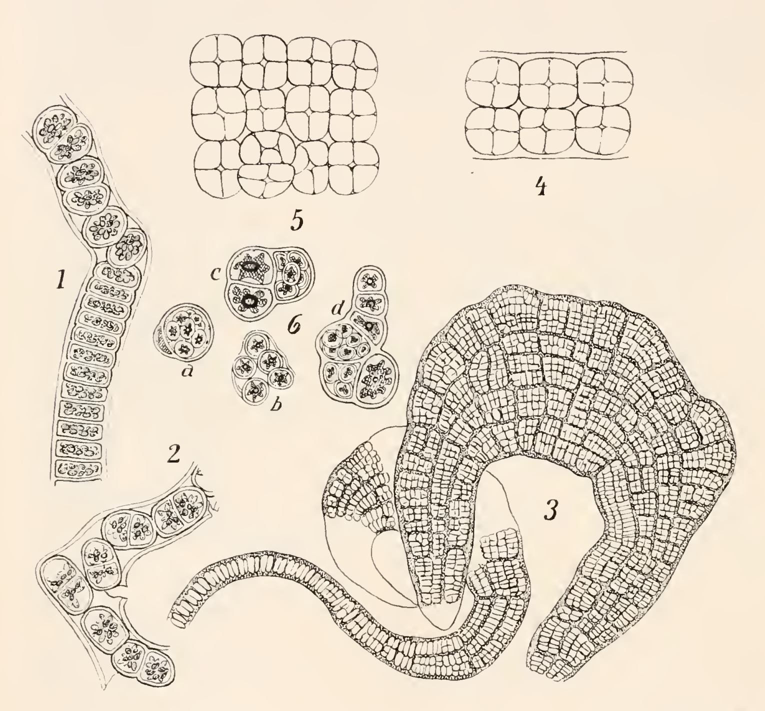


Fig. 208. *1*, *2* *Schizogonium murale* mit Akineten n. GAY *3* *Prasiola crispa* n. IMHÄUSER. *4*, *5* *Prasiola mexicana* mit Aplanosporen, *4* im Querschnitt, *5* von der Fläche gesehen, n. LAGERHEIM. *6* n. WILLE. *6a* Akinet mit Aplanosporen von *Prasiola crispa* *6b* Dass. bei *Prasiola furfuracea*. *6c*, *6d* Junge Pflanzen mit Aplanosporen von *Prasiola furfuracea*.

Nicht ganz geklärt scheint mir die Frage zu sein, ob alle Arten den ganzen Entwicklungskreis besitzen, den wir soeben angaben, oder ob sie dauernd z. B. auf einer Schizogoniumstufe stehen bleiben können.

Einige „Schizogonien“ und Prasiola crispa besitzen keine Rhizoiden, die meisten anderen Arten dagegen werden durch solche am Substrat festgeheftet. Die Rhizoiden entspringen besonders aus den unteren, schmäleren Teilen des Thallus.

Die Fortpflanzung erfolgt in folgender Weise:

1. Durch losgelöste Thallusstücke, welche direkt wieder zu neuen Pflanzen auswachsen können.

2. Durch Akineten. Einzelne Zellen oder Gruppen von zwei, vier usw. lösen sich schizogen aus dem Verbande (Fig. 208, *1*). Dabei wird die Cuticularschicht gesprengt, die Zellen runden sich mehr oder weniger stark ab. Diese Gebilde können sofort keimen, oder auch im lufttrockenen Zustande längere Zeit ruhen. Das gilt aber auch von den erwähnten Zellgruppen, von ganzen Fäden und Flächen, ohne daß eine wesentliche Veränderung an Inhalt und Membran meines Wissens bemerkbar wäre.

3. Durch Aplanosporen. Am deutlichsten ist das bei Prasiola mexicana n. Lagerheim ausgeprägt. Vom oberen Rande der Thallusfläche her beginnend werden die Zellen durch zwei aufeinander senkrechte Wände in vier Zellen geteilt (Fig. 208, *4*, *5*), welche sich abrunden und dann durch Verschleimung der Muttermembranen frei werden. Der Tetradenbildung geht häufig eine Teilung parallel der Ebene des Thallus vorauf (Fig. 208, *4*). Da im eben genannten Fall nach der Teilung eine Kontraktion der Zellen Platz greift, wie sie sonst bei der Zoosporenbildung zu erfolgen pflegt, so glaube ich, daß die oben gewählte Bezeichnung Aplanosporen wohl am Platze ist.

Ob bei den anderen Arten Aplanosporen an den erwachsenen Pflanzen häufiger gebildet werden, ist mir nicht so ganz klar, sicher entstehen sie an jüngeren Pflanzen, z. B. dürften die kleinen Vermehrungszellen, welche Rosenvinge für seine Gayella angibt, Aplanosporen sein, und Wille fand solche in auffallender Weise (Fig. 208, *7*, *8*) an wenigzelligen Keimlingen der Prasiola furfuracea.

Auch die Keimung der Akineten vollzieht sich vielfach unter Bildung von Aplanosporen (Fig. 208, *2*). Doch können diese Körper auch zweifellos direkt zu neuen Pflänzchen auswachsen.

B. Oogame.

1. Aphanochaetaceae.

Nachdem Huber die sexuelle Fortpflanzung von Al. Brauns Aphanochaete repens klargestellt hat, erscheint es zweckmäßig, die Gattung, für welche Fritsch drei Spezies beschreibt, von den Chaetophoreen zu trennen, mit welchen sie früher vereinigt wurde. Ihr Wachstumsmodus und ihr Zellenbau freilich stimmt mit dem vieler Chaetophoreen ebenso überein wie ihr Vorkommen (im süßen Wasser) auf Cladophora, Oedogonium, Mougeotia usw. (Fig. 209, *1*). Die Haare sind einzellige Ausstülpungen der grünen Zellen (Fig. 209, *1*).

Die Zoosporen gleichen denen der Chaetophoraceen, doch fand Pascher in einem Fall eine ganz auffallende amöboide Bewegung derselben. Ihre Bildung beginnt meistens in der Mitte der einzelnen Kriechfäden (Fig. 209, *2*), greift dann aber gewöhnlich auf alle vegetativen Zellen über, ja bei Lichtverminderung (die auch hier die Zoosporenbildung stark fördert), können sogar ziemlich weit entwickelte Sexualzellen zu Zoosporangien gestempelt werden.

Nährlösungen hemmen nach Huber den Austritt der Schwärmer, dann umgeben sich diese in der Mutterzelle mit Membran und beginnen Teilungen. Knospungen, ähnlich denen bei Chaetonema, sind auch für Aphanochaete bekannt.

Als Sexualorgane treten Antheridien und Oogonien auf. Erstere werden in der Regel an den letzten Auszweigungen der Kriechfäden gebildet, sie stellen ziemlich helle Zellen dar (Fig. 209, *1a*). Die Spermatozoiden werden aus ihnen in Ein- oder Zweizahl entleert. Sie sind hell gefärbt, haben im übrigen den normalen Bau der Schwärmer und besitzen auch vier Cilien. Das Chromatophor ist noch deutlich sichtbar (Fig. 209, *3*). Die Oogonien (Fig. 209, *1*) entstehen meistens in den zentral gelegenen Teilen des Thallus; sie sind leicht an den Stärkemassen erkennbar, die sie enthalten, sowie an dem großen zentralen (Fig. 209, *4*) Öltropfen. Aus jedem Oogon schlüpft nur ein großer weiblicher Schwärmer, zunächst von der üblichen Blase umgeben, aus; er führt alle wesentlichen Bestandteile des Oogons mit sich, also auch das Öl und die Stärke; letztere sitzt, das erkennt man jetzt, dem Chromatophor auf. Das Vorderende des weiblichen

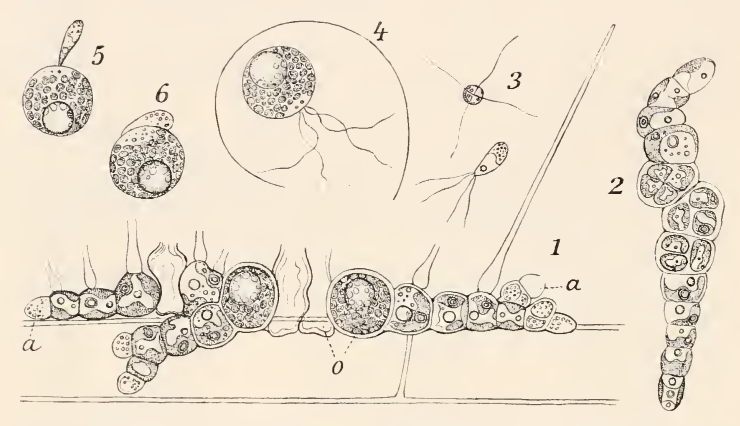


Fig. 209. *Aphanochaete repens* n. Huber. *1* Pflänzchen mit Sexualorganen auf einem Algenfaden. *2* Einzelfaden mit Zoosporen. *3* Spermatozoiden. *4* Ei nach dem Ausschlüpfen aus dem Oogon. *5, 6* Befruchtung des Eies. *a* Antheridium, *o* Oogonium.

Gameten ist farblos und feinkörnig, es führt vier Cilien, die das Ganze, freilich nur für kurze Zeit, in eine mäßige Bewegung versetzen. Dann tritt Ruhe ein, die Geißeln schwinden und auf das so formierte Ei bewegen sich die Spermatozoiden hin; sie vollziehen die Befruchtung (Fig. 209, *5, 6*), indem ein männlicher Schwärmer am hellen Vorderende in das Ei eindringt. Die Zygote umgibt sich dann mit Membran, das Öl wird gelb, die Chromatophoren verblassen. Wie diese Hypnozygoten keimen, ist nicht bekannt.

Dagegen sah Huber Schwärmer keimen, welche den weiblichen Gameten durchaus ähnlich waren. Sie bildeten wenigzellige Pflänzchen, welche auch Sexualorgane erzeugten. Ich möchte glauben, daß man es hier mit parthenogenetisch keimenden Eiern zu tun hat. Huber redet von „großen Zoosporen", was schließlich wohl auf dasselbe hinauskommt.

Die verschieden gestalteten Gameten unserer Gruppe gehen unverkennbar auf die isogamen vierwimperigen Mikrozoosporen der Stigeoclonien und Draparnaldien zurück. Hubers abweichende Auffassung, wonach „l' hétérogamie le phénomène primitiv de la sexualité" in diesem Falle sei, trifft kaum zu.

2. Coleochaetaceae.

Die in der Überschrift genannte Familie ist nur durch die Gattung Coleochaete vertreten, und diese ist im süßen Wasser wohl über die ganze Welt verbreitet. Unsere Algen leben auf totem Substrat wie auch auf lebenden Stengeln, Blättern usw. der verschiedensten Wasserpflanzen epiphytisch, ja C. Nitellarum Jost vegetiert in der Membran von Nitellen fast wie eine Entocladia.

Dieser Lebensweise entsprechend haben die verschiedenen Arten der Gattung, die grundlegend durch Pringsheim, dann durch Chodat, Jost, Oltmanns studiert wurde, eine Ausgestaltung erfahren, die mit der Differenzierung der Gattungen unter den Chaetophoraceen völlig konform geht. Der Chaetophora (pisiformis u. a.) entspricht Col. pulvinata. Die Art besitzt eine ziemlich große Sohle, von welcher sich zahlreiche verzweigte Fäden radiär erheben. Durch Gallerte werden diese zu einem regelmäßigen Polster vereinigt. An kleine Stigeoclonien mag Col. divergens erinnern (Fig. 210, *1*), deren unregelmäßig verzweigte Kriechfäden auch unregelmäßig aufrechte Äste tragen. Gegen solche Arten erscheinen andere verarmt, weil die vom Substrat abstehenden Fäden reduziert oder völlig geschwunden sind. Die allein übrigbleibende Sohle ist bei Col. irregularis und Col. Nitellarum in unregelmäßig verzweigte Fäden aufgelöst, etwa wie bei Aphonochaete, Endoderma u. a.; bei Col. soluta, scutata usw. aber wird sie wie bei Pringsheimia (S. 301, Fig. 201) zu einer mehr oder weniger festen Scheibe (Fig. 210, *8*, *9*). Eine solche besteht bei Col. soluta noch deutlich aus radiär laufenden Fäden, welche sich an ihrer Spitze pseudodichotom verzweigen (Fig. 210, *9*), bei Col. scutata aber ist die Lagerung der Zellen eine so dichte (Fig. 210, *8*), daß scheinbar ein Parenchym entsteht, welches durch abwechselnd radiale und tangentiale Teilungen in den Randzellen wächst. Doch die radiären Zellreihen, welche so entstehen, muß man auch auffassen als Fäden mit Spitzenwachstum und dichotomer oder pseudodichotomer Verzweigung.

Wo die Scheiben und Sohlen jene regelmäßige Zellenordnung aufweisen, erscheint auf ihnen bei bestimmter Beleuchtung ein dunkles Kreuz auf hellem Grunde, dasselbe wird nach Ursprung durch Lichtreflexe an den radiären Wänden hervorgerufen.

Die Entwicklung der Sohlen und Scheiben ist nicht überall gleich. Col. Nitellarum weist die Keimung der endophytischen Chatophoreen auf. Die noch zu beschreibenden Schwärmer setzen sich fest und treiben einen Schlauch, welcher die Nitellamembran an beliebiger Stelle spaltet (Fig. 210, *3*). Die entstehenden Fäden wuchern dann in der Nitellawandung, indem sie Lamellen (Fig. 210, *4*) von derselben abheben. Die Zoosporen der Col. divergens (Fig. 210, *1*) u. a. liefern direkt verzweigte Fäden, manche Arten aber bilden erst ein zwei- bis dreizelliges Zentrum, von welchem dann die Weiterentwicklung ausgeht. Bei Col. pulvinata und soluta z. B. zerfällt der festgelegte Schwärmer durch eine Vertikalwand in zwei Zellen, welche nun ihrerseits (Fig. 210, *10*) meist zwei Fortsätze treiben. Diese wachsen rechts und links (Fig. 210, *11, 12*) um die beiden primären Zellen herum und bilden, indem sie sich mit den Spitzen berühren, einen Ring (Fig. 210, *12*). Letzterer ist inzwischen mehrzellig geworden und entsendet seinerseits die in radiärer Richtung auswachsenden Fäden der Sohle. Noch weiter haben sich die Dinge bei C. scutata entwickelt. Dort teilt sich der Schwärmer nach der Festheftung horizontal in zwei übereinander liegende Zellen. Die obere bildet nur ein Haar (Fig. 210, *5*, *6*), die untere ver-

breitert sich zu einem Scheibchen, welches in meist vier Zellen zerlegt wird (Fig. 210, *6*). Diese beginnen bald ein Randwachstum und erzeugen damit den kreisförmigen Thallus (Fig. 210, *7*). Schon für Chaetophora-Arten wurde oben gezeigt, daß der Keimling aus zwei übereinander liegenden Zellen besteht, von welchen die untere zur Sohle wird.

Die Zellen der Coleochaeten sind ebenso gebaut wie die der Chaetophoreen; sie enthalten einen annähernd zentral gelegenen Zellkern und (Fig. 211) ein wandständiges Plattenchromatophor mit einem scharf sichtbaren Pyrenoyd.



Fig. 210. *Coleochaete* n. Pringsheim u. Jost. *1 C. divergens*; *a* Antheridien, *o* Oogonien. *2* Zoospore von *C. Nitellarum* Jost. *3* Eindringen derselben in die Nitellawand. *4* Querschnitt der Membran von *Nitella* mit *Coleochaete*-Fäden. *5—8* Entwicklung der *C. scutata*. *5, 6* Keimlinge von der Seite, *7, 8* von oben gesehen. *9—12* Dasselbe von *C. soluta*.

Fast jede Zelle (mit Ausnahme der von C. Nitellarum) trägt eins der Scheidenhaare (Fig. 210), denen die Pflanze ihren Namen verdankt. Wir beschrieben schon oben (S. 303) deren Entstehung.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung geschieht durch Zoosporen, welche in Einzahl in der Zelle gebildet werden. Eine birnförmige Gestalt und zwei Wimpern zeichnen dieselben aus (Fig. 210, *2*). Ein Augenfleck fehlt, das Chromatophor liegt nicht wie gewöhnlich am Hinterende,

sondern seitlich und ziemlich stark nach vorn geschoben. Im Plasma finden sich ölähnliche Tröpfchen, deren Natur indes nicht sicher festgestellt werden konnte.

Die Zoosporen können bei den meisten Arten aus allen vegetativen Zellen hervorgehen, nur bei Coleochaete pulvinata sind die Endzellen der Äste zum mindesten die bevorzugten, wenn nicht die ausschließlichen Bildungsstätten. Eine bestimmte Entstehungsfolge wird wohl meistens nicht eingehalten, doch beginnt bei Scheibenformen die Schwärmerbildung (besonders bei C. orbicularis) oft im Zentrum.

Der Beginn der Zoosporenbildung macht sich in den Mutterzelleu, die übrigens in ihrer Form nicht von anderen Zellen des Thallus abweichen, besonders dadurch bemerklich (vgl. Fig. 211, *1*), daß das Chromatophor auffällig an die Seiten- resp. Längswand rückt. Die Entleerung geschieht durch eine kurze, vorgewölbte Papille.

Die im Frühling aus den ruhenden Oosporen (s. unten) gebildeten Pflanzen entwickeln im Laufe des Sommers Zoosporen, und aus solchen gehen wiederum neue Pflanzen hervor. Gegen den Hochsommer oder den Herbst hin erlischt aber an allen Exemplaren, das konnte ich bei C. pulvinata leicht verfolgen, die Schwärmerbildung, und an den gleichen Individuen beginnt die Produktion von S e x u a l o r g a n e n. Die Zeit, in der diese funktionieren und reifen, ist natürlich je nach der Lokalität etwas verschieden, in Bergseen fand ich sie noch im Oktober bis November, in Gewässern der Ebene erscheinen sie zeitiger, oft schon im Juli bis August. Ob andere Arten sich genau gleich verhalten, steht dahin. Manche Autoren, neuerdings Lambert, vertreten die Meinung, daß mehrere Generationen zoosporenbildender Individuen aufeinander folgen und daß dann erst die Geschlechtspflanzen in ihre Rechte treten. Ich glaube aber, daß die jugendlichen oder kleinen Pflanzen, welche nur mit Zoosporen beobachtet wurden und solche schon sehr zeitig entwickeln können, Hemmungsbildungen darstellen, die unter anderen Umständen doch Fortpflanzungszellen zu erzeugen in der Lage sind. Dasselbe dürfte von den Keimlingen gelten, welche Chodat in abweichender Form aus Zygoten und Zoosporen in der Kultur erhielt.

Die A n t h e r i d i e n der Col. pulvinata bilden einen farblosen Komplex am Ende grüner Äste (Fig. 211, *3*). Das erste Organ dieser Art entsteht dadurch, daß von der Spitze einer Zweig-Endzelle ein farbloses Stück durch eine Querwand abgegliedert wird (Fig. 211, *2*). Unter diesem sproßt dann ein kurzer Fortsatz hervor, welcher ebenfalls abgegliedert wird. Das wiederholt sich mehrfach, und so entsteht ein System verkürzter Sprosse, welches wir Antheridienstand nennen müssen; jede farblose Einzelzelle ist für uns ein Antheridium.

In die Antheridialzelle gelangt, wie leicht ersichtlich, bei ihrer Entstehung zwar ein Kern, aber kein Chromatophor, demnach sind hier die Spermatozoiden, welche stets in Einzahl durch Aufreißen des Scheitels aus der Mutterzelle frei werden, völlig farblos. Sie besitzen zwei Wimpern und, abgesehen vom Chromatophor, den normalen Bau der Algenschwärmer.

Die meisten Coleochaete-Arten haben gleich gestellte und gleich gefärbte Antheridien wie C. pulvinata. Das gilt auch trotz mancher kleiner Abweichungen für die einfacheren Spezies; nur Col. scutata verhält sich (soweit bekannt als einzige) anders. Diese Spezies hat nämlich grüne Spermatozoiden, und solche entstehen, soviel man heute sieht, aus beliebigen, nicht vorher bestimmten Zellen der Scheibe, einfach durch wiederholte

Teilung derselben. Wir kommen auf diese Tatsache im Kapitel „Spermatozoiden“ zurück.

Die Oogonien von Col. pulvinata stellen die Endzellen kurzer Zweiglein dar, in deren Nähe auch häufig Antheridien stehen. Später freilich erscheinen sie oft seitlich inseriert, weil ihre Tragzelle einen Ast bildet, der sie beiseite schiebt (Fig. 211, *3*, *4*). Das weibliche Organ stellt im ungeöffneten Zustande einen flaschenförmigen Körper mit recht langem Halse dar; letzterer ist mit farblosem Plasma gefüllt, ein Chromatophor liegt (Fig. 211, *4*) an der Basis des Ganzen, nahe dabei der Zellkern. Die

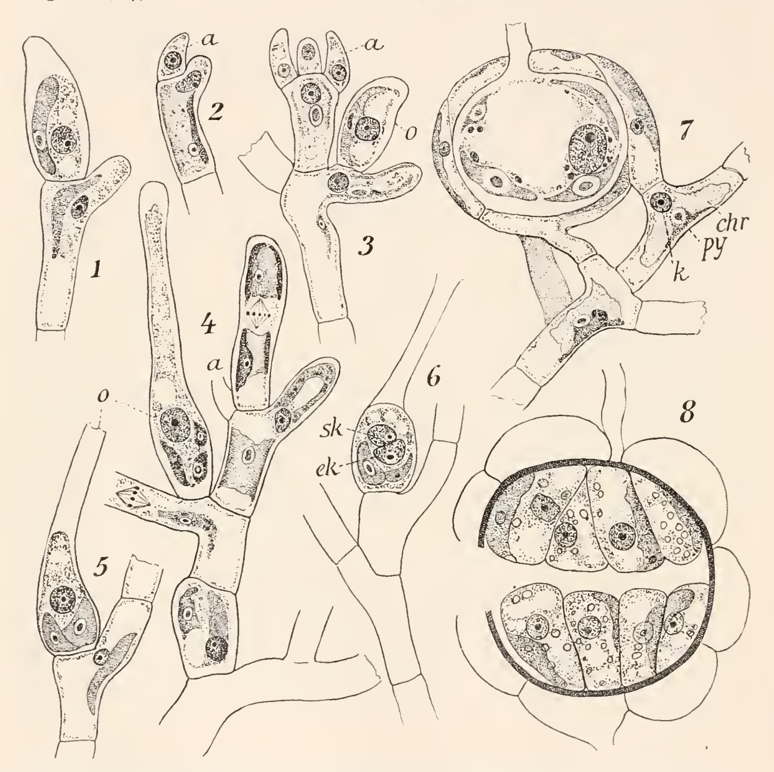


Fig. 211. *Coleochaete pulvinata* n. OLTMANNS. *1* Junges Zoosporangium (?). *2*, *3* Antheridienstände und junges Oogon. *4* Oogonium kurz vor der Öffnung. *5* Dass. nach der Öffnung. *6* Zygote, noch zweikernig. *7* Zygote, durch Umwachsung zur „Frucht“ entwickelt. *8* Keimende Hypnozygote. *a* Antheridium. *o* Oogonium. *sk* Spermakern. *ek* Eikern. *chr* Chromatophor. *py* Pyrenoid. *k* Kern.

Öffnung erfolgt unter Aufquellung und Verschleimung der Spitze, dabei geht nach meinen Befunden vielleicht auch ein wenig Protoplasma verloren, aber irgendwelche Bestandteile des Kernes werden nicht ausgeschieden. Dieser letztere behält ruhig seinen Platz bei und das Plasma zieht sich um ihn zum Ei zusammen (Fig. 211, *5*).

Nun muß ein Spermatozoid in den Hals einschlüpfen. Direkt habe ich das nicht beobachtet, aber ich fand Stufen der Entwicklung, in welchen das Ei gerade durch eine Membran vom Halse getrennt war (Fig. 211, *6*) und noch zwei Kerne zeigte. Diese verschmelzen später in der üblichen Weise miteinander.

Die so entstandene Zygote (Oospore) wächst noch erheblich, sie wird kugelig, der Chloroplast teilt sich in acht Stücke und diese werden derart angeordnet, daß je ein Chromatophor in einen Oktanten der Kugel wandständig zu liegen kommt (Fig. 211, *7*). Der Kern liegt noch lange seitlich, mit vorschreitender Reifung rückt er ins Zentrum und der ganze Raum füllt sich mit Reservesubstanz.

Während dieser Zeit spielt sich aber noch ein anderer Prozeß ab: die Oospore wird in ein einschichtiges pseudoparenchymatisches Gewebe eingeschlossen, und so resultiert eine Sporen-, besser eine Zygotenfrucht. Nicht bloß von der Tragzelle, sondern auch von benachbarten Ästen wachsen nämlich Zweiglein gegen das Oogonium hin, legen sich zunächst an dieses und schließen durch weiteres Wachstum und durch Verzweigung dicht zusammen (Fig. 211, *7*). Ist die Oospore vollends eingehüllt, so wird um sie noch eine dicke braune Membran gebildet. Soweit ich aus Mikrotomschnitten schließen kann, entsteht diese dadurch, daß einerseits die Membran des Oogoniums, andererseits aber auch die Membran der Hüllzellen sich dort verdickt, wo beide unmittelbar aneinander grenzen (vgl. Fig. 211, *8*). Der braune Mantel besteht danach aus zwei Lamellen differenten Ursprungs. Dabei ist nicht ausgeschlossen, daß korrespondierende Stellen in den Nachbarzellen unverdickt bleiben und so Tüpfel bilden, wie Jost das für C. Nitellarum angibt. Ist die derbe Membran gebildet, so sterben die Hüllzellen ab und die Zygotenfrucht überwintert. Auch die übrigen Teile der Coleochaetenpflanze gehen in der ungünstigen Jahreszeit, soweit ich sehe, vollends zugrunde.

Die Seitenäste, welche das ursprünglich endständige Oogon zur Seite drängten, wachsen häufig erheblich weiter und erzeugen nach einiger Zeit (einigen Wochen?) wiederum annähernd gleichzeitig Sexualorgane. Da die älteren Oogonien ebenso wie die jüngeren annähernd in gleicher Entfernung vom Zentrum des ganzen Polsters gebildet werden, erhält man demnach in einem solchen zwei konzentrische Zonen von Früchten. Mehr werden kaum gebildet, dagegen trifft man an Pflänzchen, welche später zur Entwicklung kamen, häufig nur eine Zone. Aus dem Gesagten ergibt sich auch, daß nicht in jedem Polster alle Stufen der Oogoniumentwicklung gleichzeitig zu finden sind. Soweit zunächst C. pulvinata.

Die Zonenanordnung der Oogonien kehrt bei fast allen einigermaßen regelmäßig wachsenden Coleochaeten wieder und ist nach Pringsheims Angaben und Zeichnungen besonders deutlich bei C. scutata und orbicularis. Schon das ist ein Hinweis darauf, daß bei allen Spezies mutatis mutandis die Oogonien in annähernd gleicher Weise gebildet werden. Das läßt sich denn auch entwicklungsgeschichtlich demonstrieren, sogar für die sonst in solchen Dingen abweichende Col. scutata. Nägeli wie Jost stellen für letztere fest, daß die Oogonien hier aus Randzellen entstehen, die im Wachstum zurückbleiben und dann von den weiterwachsenden Nachbarn seitlich umwallt werden. Anders ausgedrückt: die Oogonien stehen terminal an einer Zellreihe (Faden), welche ihr Wachstum nach Ausbildung des Oogons sistiert.

Bei Col. scutata, wie bei den meisten Arten, welchen aufrechte Fäden fehlen, erhebt sich das Oogon über die Scheibe als halbkugeliger Körper;

in diesen Fällen pflegt der Oogoniumhals auf eine kurze Papille reduziert zu sein.

Alle diese Formen, die ja dem Substrat angepreßt sind, berinden ihre Zygoten (Oosporen) nur auf der vom Substrat abgekehrten Seite.

Beim Erwachen der Vegetation, d. h. je nach dem Standorte im März bis Mai beginnt die Keimung der Zygotenfrucht.

Die Chromatophoren, welche auch im ruhenden Zustande ihre Farbe nicht ganz einbüßten, erhalten wieder frischere Töne, und bald bildet sich nach voraufgegangener Kernteilung eine Wand, welche auf der Längsachse des einstigen Oogoniums senkrecht steht. Sie ist Querwand zu nennen. Nunmehr folgen Längswände, welche Oktanten bilden, und letztere zerfallen weiter durch einige Teilungen, bis etwa 8—16 Zellen in jeder Kugelhälfte herausgeschnitten sind. Da keine Querteilungen mehr einsetzen, berühren alle entstandenen keilförmigen Zellen mit einer schmalen Fläche die erste (Quer-) Wand (Fig. 211, *8*). Sind sie fertig gebildet, dann reißt die Zygote in der Region, welche etwa der Querwand entspricht, auf (Fig 211, *8*), und alsbald tritt aus jeder der geschilderten Zellen ein Schwärmer hervor, der den vegetativen Schwärmern im Aufbau völlig gleicht und wie dieser keimt. Ganz gleichwertig sind diese Zoosporen den früher erwähnten aber kaum, und um Mißverständnisse nicht wieder aufkommen zu lassen, mögen sie als Carpozoosporen gekennzeichnet sein.

Die gegebene Darstellung der Oosporenkeimung wird durch Chodats unabhängig von mir gewonnene Versuchsresultate bestätigt. Einzelne Ungenauigkeiten in Pringsheims Angaben sind damit wohl beseitig.

Als hervorstechendes Merkmal der Coleochaeten muß die Zellteilung in der Zygote und außerdem die Umrindung der letzteren gelten. Daneben mag man die Antheridien- und Oogonienbildung als charakteristisch heranziehen. Ich meine aber, man sollte auf die Halsbildung der Oogonien kein so großes Gewicht legen, wie man zeitweilig getan hat. Das Ding fehlt manchen Arten fast ganz, und bei Phaeophila z. B. (S. 299) kommen andererseits auch Halsfortsätze an den Sporangien vor, welche der Entleerung dienen. Solche Organe sind eventuell rein biologisch verständlich, nicht aber immer für phylogenetische Spekulation verwendbar.

Durch jene hohe Entwicklungsstufe kennzeichnet sich Coleochaete als das Endglied der Ulothrix-Chaetophora-Aphanochaete-Reihe. Das ist von Wille, Chodat, mir und anderen immer betont worden; es wäre aber kaum richtig, wenn man mit Pascher ein besonderes Gewicht auf die Zahl der Geißeln legt; sind doch die Aphanochaeten tetrakont, die Coleochaeten dikont. Ehe nicht weitere Untersuchungen vorliegen, würde mich das kaum stören.

Der Entwicklungsgang der Coleochaeten gleicht dem der Moose erheblich. Wir haben Pflänzchen, welche zunächst ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane erzeugen, dann aber zur Sexualität schreiten (etwa wie Marchantia), diese kann man ungezwungen als Gametophyten ansprechen, die Zygote und die aus ihr hervorgehenden Zellen bzw. Schwärmer wären dann der Sporophyt. Ob das eine Verwandtschaft mit den Moosen dartue, mag man bezweifeln, um so mehr, als die Kernverhältnisse etwas andere sind. Allen zeigte, daß die erste Teilung in der Zygote eine heterotypische, die zweite eine homöotypische sei. Schon beim ersten Teilungsschritt wird also die Zahl der Chromosomen reduziert. So stellt allein die Zygote die diploide Phase dar. Der Gametophyt nicht bloß, sondern auch ein erheblicher Teil des Sporophyten sind haploid.

II. Chroolepideen-Reihe.

1. Chroolepidaceae.

Zu dieser Familie zähle ich Trentepohlia (Chroolepus), Phycopeltis, Cephaleuros, das sind faden- oder scheibenförmige Algen, welche in ihren Zellen Hämatochrom mehr oder weniger reichlich führen und welche charakterisiert sind durch die Kugelform der Gametangien (Kugelsporangien) und den gekrümmten Stiel der Zoosporangien (Hakensporangien), letztere werden in toto abgeworfen.

Die neueste eingehende Bearbeitung der Chroolepideenfamilie liegt von Karsten vor, ihr gingen vorauf Arbeiten von Gobi, Cunningham, Ward u. a., sowie kürzere Berichte der unten zu nennenden Autoren. Es folgten Angaben von K. Meyer, Brand, West u. a. Mit der Speziesbeschreibung haben sich besonders de Wildeman, Hariot, Schmidle, Jennings, de Toni und Saccardo zum Teil in zahlreichen kleinen Publikationen befaßt. Heering bearbeitete die mitteleuropäischen Arten.

In der soeben angegebenen Umgrenzung stellen die Chroolepideen nur Landalgen dar, welche zwar in erster Linie über die Tropenzonen aller Erdteile verbreitet sind, aber doch auch von dort aus ihre Vorposten weit in die gemäßigten Zonen hinein entsenden.

In unseren Breiten bewohnen Trentepohlia aurea nebst Verwandten, sowie Tr. Jolithus feuchte Steine usw. Tr. umbrina findet sich auf Baumrinden, und auch in den Tropen kommen solche stein- und rindenbewohnende Arten vor. Schon in Europa gibt es einige Trentepohlia- und Phycopeltis-Arten auf Blättern, aber erst in den regenreichen Tropengebieten entfalten diese epiphyllen Chroolepideen ihre volle Üppigkeit. In zahlreichen, aber ziemlich kleinen hellgelben Flecken bedecken sie speziell die derben, lederartigen Blätter der Tropengewächse. Sie sind so häufig, daß nach Karsten Tiere im Wege der Mimicry jene Flecken nachahmen, etwa so, wie kleine Falter die auf grüne Blätter entleerten Fäces der Vögel imitieren.

Bei derartigen Vorkommen kann es nicht Wunder nehmen, daß die Chroolepideen auch zur Flechtenbildung vielfache Verwendung finden. Man wolle darüber im Abschnitte Symbiose nachlesen.

Die Zellen der Fäden und Scheiben haben die übliche zylindrische Form, nehmen aber auch gern Tonnengestalt an.

Die Zellen enthalten einen Zellkern. Die Chromatophoren sind vielfach bandförmig, doch zeigt sich häufig auf älteren Stufen Zerfall in kurze Stücke und Scheiben, wie das auch bei Cladophora der Fall ist. Andere Arten haben von Anfang an zahlreiche kleinere Scheiben. Pyrenoide dürften fehlen.

Die an sich rein grüne Farbe der Chloroplasten sowohl als auch deren Umrisse werden häufig völlig verdeckt durch große Massen eines gelben, ölähnlichen Körpers, welcher in Tropfenform dem Plasma eingelagert ist, durch das Hämatochrom. Dasselbe ist in Alkohol schwer, in Äther und Chloroform leicht löslich. Osmiumsäure färbt es tief schwarz, Jodlösungen verschiedener Art geben schwarze Färbungen, Schwefelsäure allein färbt dunkelblau. Speziell durch letztere Reaktion ist der Körper zu identifizieren.

Das Hämatochrom tritt bei intensiver Beleuchtung besonders reichlich auf, es geht z. B. in Kulturen bei Beschattung zurück. Danach wurde es als Schutzkörper angesprochen. Senn jedoch erklärt es für einen Speicherstoff,

der bei raschem Wachstum der Alge schwindet, bei mäßigem Licht unzureichend gebildet wird (s. auch MEYER).

Die Zellwand ist mehrfach, oft verschiedenartig geschichtet, sie wird an besonnten und trocken gewachsenen Exemplaren recht derb; an diesen kann auch ein Abblättern der äußersten Membranschichten bemerkt werden. Im Gegensatz dazu wird unter äußeren Einflüssen mancherlei Art (z. B. Feuchtigkeit) die Haut an neu gebildeten Zellen dünner und zarter. Vorzugsweise an Zellen mit stark verdickter Membran treten Tüpfel in den Querwänden der Fäden sehr deutlich hervor. Plasmatische Verbindungen konnten freilich nicht nachgewiesen werden.

Die Membranen sind, einmal gebildet, nicht sehr dehnbar und wachstumsfähig, denn bei den Arten, welche ausgeprägtes Spitzenwachstum zeigen wie z. B. Trentepohlia aurea und deren Verwandte, werden die älteren Hautschichten der Endzellen in mannigfacher Weise durchbrochen (WEST und HOAD) um die jüngeren heraustreten zu lassen. Bedeckt und auch wohl geschützt werden letztere durch eigenartige Kappen, welche aus Pektose bestehen, während sich die normale Zellwand aus Zellulose aufbaut. Die Seitenäste, deren Entstehung im übrigen nichts besonderes bietet, sprengen ebenfalls die alte Zellwand und werden von den Fetzen derselben an der Basis umscheidet.

Einige Arten der Familie besitzen bläuliche Farbentöne, so Trentepohlia cyanea und Phycopeltis nigra (JENNINGS). Solche resultieren aus der Einlagerung blauen Farbstoffes in die Zellwand.

Sehr bekannt ist der Duft, welcher gewissen Spezies unserer Gruppe zukommt, insbesondere weiß man, daß Trentepohlia Jolithus, jene rotbraune Alge, welche in mäßig feuchten Gebirgsgegenden das Gestein massenhaft überzieht, nach Veilchen riecht (Veilchenstein). Sitz und Entstehung des Jonons, das den Geruch verursacht, sind aber meines Wissens nicht genügend ermittelt.

Die Vegetationsorgane der Chroolepideen sind je nach der Lebensweise der einzelnen Spezies sehr verschieden.

Am einfachsten übersehbar sind wohl die rasenbildenden Formen, wie unsere Trentepohlia aurea, die tropischen Tr. bisporangiata, moniliformis u. a. Dieselben besitzen eine Sohle, zusammengesetzt aus Fäden, welche auf dem Substrat (Gestein, Baumrinden usw.) unregelmäßig hinkriechen und aufrechte verzweigte Fäden erstehen lassen, die mehr oder weniger stark ineinander gewachsen sind. Fig. 213, *4* gibt ein Stück eines aufrechten Sprosses wieder.

Etwas reduziert erscheint Tr. cyanea. Ihre Zweige wachsen fast alle dem Substrat angeschmiegt wirr durcheinander, nur relativ wenige Äste erheben sich haarähnlich von den kriechenden Massen. An solche Formen schließt sich auch Tr. Jolithus an.

Trentepohlia umbrina wird gern für die ursprünglichste Form der Trentepohlien gehalten, sie ging oft unter dem Namen Chroolepus (Fig. 213, *1*). Es wird indeß immer klarer, daß sie mit Tr. uncinata zusammen gehört (GOBI, DECKENBACH, WILDEMAN, K. MEYER) und einen reduzierten Typus darstellt. Die Uncinata-Formen wachsen in und unter der Borke verschiedener Bäume, dort bilden sie ziemlich lange verzweigte Fäden, welche sich in den Korkschichten je nach deren Bau einrichten: bei der Birke z. B. (K. MEYER) werden die bekannten derben Korklagen nur quer durchbrochen, während in den zarteren die Ausbreitung in ausgiebigem Maße Platz greift. Kommen die Uncinata-Fäden auf irgendeine Weise an die Luft, d. h. an trockenere, sonnige usw. Stellen. so zerfallen sie in einzelne Zellen oder

Zellgruppen. Dabei schwellen diese auf, erhalten derbe Häute, Reservestoffe, rote Farbe usw. Das sind dann die Umbrina-Formen, die im wesentlichen Akineten bzw. Palmellen darstellen wie bei Stigeoclonium. Ob diese sich als solche teilen können, ist wohl nicht so ganz sicher, wohl aber sind sie befähigt bei Trockenheit zu ruhen, bei Feuchtigkeit usw. zu Fäden erneut auszuwachsen.

Von Tr. aurea und Verwandten zweigen sich dann Formen ab wie diejenige, welche KARSTEN als Chroolepus amboinensis bezeichnet hat (HARIOT will sie zu Phycopeltis ziehen); dieser bildet eine Sohle, von welcher sich zahlreiche Fäden erheben. Sowohl die Sohle als auch die Fäden bilden Fortpflanzungsorgane.

Von hier gelangen wir zu Phycopeltis, d. h. zu Formen, welche auf regelmäßig wachsende, glatte, einschichtige Scheiben reduziert sind, nur vereinzelte kurze Glieder erheben sich über die Scheibe.

Auf der anderen Seite führt Chr. amboinensis hinüber zu den Cephaleuros-Arten, das sind meistens mehrschichtige Sohlen, welche einen ziemlich dichten Haarpelz und zwischen diesem fruchttragende Zweige nach aufwärts entsenden (Fig. 212). Überblickt man die ganze Reihe der Chroolepidaceen, so überzeugt man sich bald, daß Chaetophoreen und Coleochaeten aufs getreuste kopiert werden. Wir haben Arten, welche auf der Epidermis leben, dann folgen Scheiben usw., welche die Cuticula abheben und zwischen dieser und den Epidermiszellen vegetieren, endlich begegnen uns typische Parasiten, das sind diejenigen, welche als Mycoidea parasitica durch CUNNINGHAM bekannt und durch WARD sorgfältig beschrieben wurden. KARSTEN trennt diese Art in verschiedene Formen unter Einreihung in die Gattung Cephaleuros, dahin gehören dann Cephaleuros parasiticus, C. mycoidea, C. Coffeae.

Die scheibenförmigen epiphytischen Gattungen bzw. Arten wachsen fast ganz wie die analogen Chaetophoreen (s. auch THOMAS), über die parasitischen wird in einem späteren Kapitel berichtet werden.

Die Fortpflanzung der Chroolepidaceen weist noch manche dunklen Punkte auf, immerhin ist eine feste Basis für die Beurteilung des Ganzen in letzter Zeit gewonnen worden, und so glaube ich Zoosporangien und Gametangien unterscheiden zu dürfen.

Als Zoosporangien spreche ich die Gebilde an, welche G. KARSTEN Hakensporangien nannte. Das sind (Fig. 213, *7—10*) annähernd kugelige Gebilde, welche einer knie- resp. hakenförmig gebogenen Tragzelle aufsitzen. Das Knie ist bald schärfer, bald schwächer ausgeprägt, sichtbar ist es immer. Die Wand ist auf den entgegengesetzten Seiten des Knies verschieden verdickt, gibt auch verschiedene Reaktionen (BRAND). Die Sporangien entstehen als kopfige Anschwellungen der Tragzelle, die dann durch eine Querwand abgegliedert wird. In ihr findet sich reichlich Plasma, der ursprünglich in Einzahl vorhandene Kern teilt sich wiederholt und dann entstehen Schwärmer. Diese werden aber nur in einzelnen Fällen direkt entleert, in der Regel wird das kugelige, von oben etwas flach gedrückte, gelegentlich mit einem kurzen seitlichen Fortsatze versehene Sporangium als Ganzes abgeworfen.

Der Mechanismus hierfür ist gegeben in konzentrischen Ringverdickungen der Membran, welche Sporangium und Stielzelle scheidet. Ein Zellulosering entsteht ganz peripher (*ar*, Fig. 213 *7, 9*), ein zweiter (*ir*) mehr gegen die Mitte hin. Letzterer wäre nach BRAND ein Doppelring. Soll das Sporangium abgeworfen werden, so reißt nach BRAND die das Ganze überziehende Cuticularschicht, dadurch werden die Ringe frei. Nach anderer Darstellung spaltet sich die das

Sporangium abgrenzende Membran in zwei Lamellen (Fig. 213, *9*), welche nach unten und oben vorgetrieben werden, dann reißt auch der innere Ring, das Sporangium ist frei, die Stielzelle mit den Ringen bleibt als Stumpf zurück.

Brand gibt für einige Arten Trichtersporangien an, das sind Gebilde, welche auf gerader, etwas trichterig erweiterter Stielzelle sitzen (Fig. 213, *12*). Sie führen an der Anheftungsstelle zwei übereinander gelegene Ringe, die mit dem Sporangium abfallen. Zunächst möchte ich glauben, daß es sich hier nur um eine besondere Ausbildungsform der ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorgane handle. Das umsomehr, als bei anderen Arten Ringbildung überhaupt fehlt.

Das Abwerfen der Zoosporangien erfolgt bei trockenem Wetter. Der Wind sorgt dann für eine Verbreitung derselben durch Verstäubung, wie bei vielen Pollenkörnern. Mit dieser Tatsache in Zusammenhang steht wohl

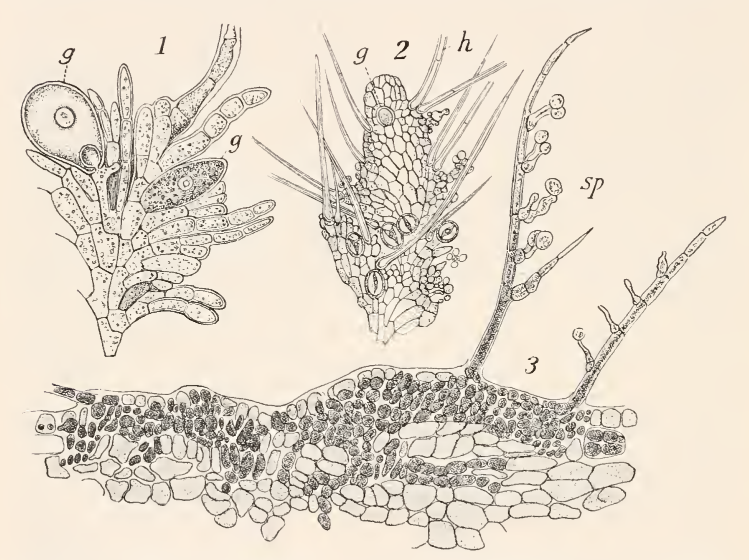


Fig. 212. *Cephaleuros* n. Karsten. *1 C. laevis* mit Gametangien (*g*). *2 C. mycoidea*, Habitusbild. *h* Haare, *g* Gametangien. *3 C. minimus* mit Sporangien (*sp*), im Blattgewebe von *Zizyphus*.

eine: die später zu besprechenden Gametangien sind häufig den Scheiben usw. eingesenkt, die Zoosporangien aber erheben sich, wie das fast alle Beobachter schildern, auf Trägern über das Substrat; selbst bei den sonst ganz glatten Phycopeltisscheiben stehen sie auf kurzen Stielen und bei Cephaleuros (Fig. 212) durchbrechen sie auf reich gegliederten Zweigen Epidermis oder Cuticula der Wirtspflanze. Ob auch die häufig büschelförmige Anordnung der Hakensporangien etwas mit deren Verbreitung zu tun hat, mag dahingestellt sein.

Die verstäubten Sporangien entleeren ihre Schwärmer nach Benetzung durch Tau, Regen usw. aus der deutlich erkennbaren schnabelförmigen Papille (Fig. 213, *8*). Der Prozeß verläuft oft sehr rasch. Das ist verständlich, wenn man weiß, daß zum mindesten die Kernteilungen bereits

vollzogen sind, wenn die Sporangien abfallen. In der Regel werden zwei Geißeln für die Zoosporen angegeben, doch fand K. MEYER bei denen der Tr. umbrina vier.

Tropischer Regen wird natürlich die Zoosporen fortschwemmen, er sorgt für deren Verbreitung, spült sie aber auch wohl in Unebenheiten der Substrate, in Spaltöffnungen usw. hinein. Hier keimen sie, ohne daß je eine Kopulation Platz gegriffen hätte, sofort, und das scheint mir die Berechtigung zu der von uns gewählten Bezeichnung darzutun.

Die Zoosporangien haben in ihrem ganzen Verhalten eine überraschende Ähnlichkeit mit den Gonidien der Peronosporeen, und es ist ja auch unverkennbar, daß die extrem parasitisch entwickelten Cephaleuros-Arten im

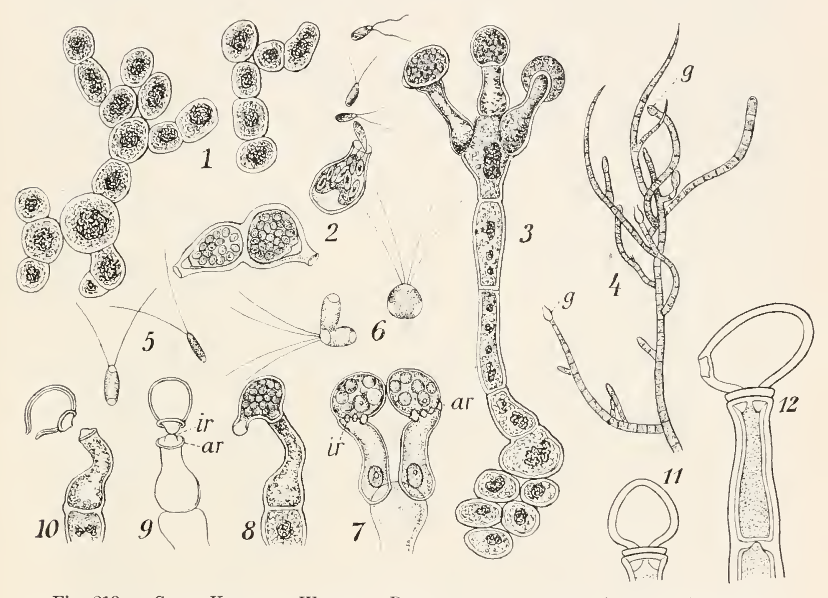


Fig. 213 n. GOBI, KARSTEN, WILLE u. BRAND. *1 Trentepohlia (Chroolepus) umbrina*; Fäden, sich in Einzelzellen auflösend. *2* Gametangien von derselben. *3* Dieselbe mit Sporangien (früher *Chroolepus uncinatus*). *4 Trentepohlia aurea*, Sproß mit Gametangien. *5, 6* Gameten von *Tr. Bleischii*. *7* Sporangien von *Cephaleuros Mycoidea*. *8—10* Dieselben bei *Tr. umbrina*. *11* Dieselben von *Tr. Iolithus*. *12* Dieselben von *Tr. annulata*. *g* Gametangien, *ar* Außenring, *ir* Innenring.

Wachstum ihrer vegetativen Organe an jene Pilzgruppe anklingen. Der Parasitismus einerseits, die luftige Lebensweise andererseits haben diesen Formen den Stempel aufgedrückt. Doch auch die epiphytischen Chroolepideen sind an diese recht vollkommen angepaßt. Die Scheiben resp. Sohlen dienen zur Festheftung auf oft glatten Blättern und sorgen dafür, daß selbst tropische Regengüsse die Pflanzen nicht fortschwemmen. Die Haare und abstehenden Zweige halten das Wasser eine Zeitlang fest, und dasselbe gilt für die rasenbildenden Fäden der rinden- und felsbewohnenden Arten vom Typus der Tr. aurea u. a. Die epiphyllen Chroolepideen

erinnern aber weniger an Pilze als an tropische blattbewohnende Lebermoose, die besonders GOEBEL vom biologischen Standpunkt aus beschrieben hat.

Nur konsequent ist es, wenn wir jetzt KARSTENS Kugelsporangien Gametangien nennen. In der typischen Ausbildung sind das ziemlich große, kugelig aufgeschwollene Zellen, in welchen zahlreiche Schwärmer auf dem üblichen Wege gebildet werden. Bei den fädig-verzweigten aufrechten Formen (Tr. aurea usw.) sitzen sie einzeln am Ende von längeren, kürzeren oder kürzesten Ästen (Fig. 213, *4, g*), sie können sich häufen, wenn mehrere kurze Zweiglein beisammen stehen. Das kann auch für Gattungen und Arten zutreffen, die relativ wenig Sprößlein über das Substrat emporsenden (Cephaleuros u. a.), jedoch werden die Kugelsporangien mit Vorliebe in die Sohlen verlegt, wo diese den dominierenden Teil des Vegetationskörpers ausmachen (Fig. 212, *1*, *2*). Die Stellung am Ende von Zellreihen bleibt hier noch überall gewahrt.

Doch dem ist nicht immer so. Schon bei Trentepohlien der Aureagruppe können einzelne Zellen, welche in der Kontinuität des Fadens liegen, ebenso zu Gametangien werden, wie zahlreiche Scheibenzellen von Phycopeltis-Arten, und bei Tr. umbrina beobachten wir gar, daß jede beliebige Gliederzelle, mag sie sich im Fadenverbande befinden oder isoliert sein, zur Bildung sexueller Schwärmer befähigt ist. In solchen Fällen freilich geht die typische Form der Kugelsporangien vielfach verloren, man vergleiche nur Fig. 213, *2* mit Fig. 212, *1*. Bei Tr. lagenifera sind diese Gebilde sogar flaschenförmig.

Auch in den Kugelsporangien sind die beweglichen Zellen unzweifelhaft vorgebildet, sie treten bei Tr. umbrina in 5—10 Minuten nach der Benetzung aus.

Die einander völlig gleichen Schwärmer haben zwei Geißeln, sind nach WILLE anfangs eirund und von der Seite her flach gedrückt (Fig. 213, *5*), später aber werden sie fast kugelig oder elliptisch und haben am Vorder- wie am Hinterende einen hellen Fleck. WILLE wie auch LAGERHEIM sahen die Vereinigung, die sich im wesentlichen in bekannter Form vollzieht (Fig. 213, *6*), bei verschiedenen Trentepohlia-Arten (umbrina, Reinschii u. a.). KARSTEN verfolgte die Kopulation an einer Phycopeltis-Art. Da die Gattungen ziemlich weit im System voneinander entfernt stehen, darf man annehmen, daß alle Chroolepideen aus den Kugelsporangien sexuelle Schwärmer entwickeln können.

Andererseits aber besteht kein Zweifel darüber, daß die Schwärmer der Gametangien auch ohne Kopulation keimen. Das geht aus mehrfachen Beobachtungen älterer Autoren hervor, und außerdem fand KARSTEN, daß bei Phycopeltis die Kopulation nur zu bestimmten Zeiten einsetzte, zu anderen Zeiten war davon nichts zu bemerken; trotzdem keimten die Gameten auch dann anstandslos.

Das wird man Parthenogenesis nennen wollen. Da aber nicht bei allen diesen Arten auf Zoosporen geachtet wurde, bleibt manches unsicher.

Gametangien und Zoosporangien kommen häufig auf den nämlichen Individuen vor, häufig aber erscheinen sie getrennt und es ist nicht immer leicht, namentlich nicht ohne Kultur, die Zusammengehörigkeit der beiden Fruchtformen bei einer Spezies zu erweisen. So ist z. B. wahrscheinlich (S. 324), daß die Hakensporangien in Fig. 213, *8* zu Trentep. umbrina gehören; absolut sicher ist es nicht. Kein Wunder daher, daß in der Literatur manche Arten nur mit einer Sorte von Sporangien aufgeführt werden; ob sie die korrespondierende besitzen, ist noch festzustellen. Es mehren sich aber die Angaben, welche solche Zusammenhänge dartun (K. MEYER).

Man kann nun mit Karsten die Frage stellen, wie die Hakensporangien entstanden sind. Der Autor leitet sie von den Kugelsporangien her, führt also die Zoosporangien auf Gametangien zurück. Das leuchtet mir aus allgemeinen Gründen nicht ein. Wir werden später sehen, daß für gewöhnlich der umgekehrte Weg eingeschlagen sein dürfte.

Die Frage wird kaum zu erledigen sein, ehe wir nicht über die Verwandtschaftsbeziehungen der Chroolepideen besser als heute orientiert sind.

Nachdem erkannt ist, daß die Chroolepideen nicht mehrere, sondern nur einen Kern in jeder Zelle führen, wird wohl kaum jemand noch den Anschluß an die Siphonocladiales verteidigen wollen, wie das früher nahe lag. So bleiben als nächste Verwandte nur die Chaetophoraceen übrig und unter diesen könnte man wohl am ersten an die Leptosireen denken. Doch bleibt auch dieses meines Erachtens nicht so übermäßig sicher.

Wittrockiella.

Wille entdeckte die Alge in Norwegen an zeitweilig austrocknenden Lokalitäten. Es handelt sich um mässig verzweigte Fäden mit meist aufgetriebenen Zellen. Die Wandung derselben ist ziemlich derb und geschichtet, sie

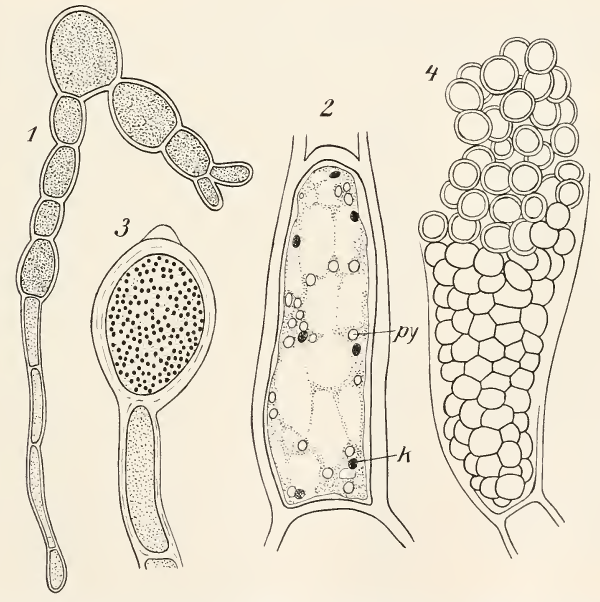


Fig. 214 *Wittrockiella* n. Wille. *1* Faden. *2* Einzelzelle. *3* Akinet. *4* Aplanosporen im Augenblick der Entleerung. *py* Pyrenoid. *k* Kern.

liefert nach außen eine Gallertmasse, welche die ganzen Fadenmassen einhüllt. Der Zellinhalt erinnert an Cladophora; das netzige Chromatophor hat viele gleichmäßig verteilte Pyrenoide, nicht wenige Kerne liegen in einer Plasmaschicht innerhalb des Chromatophors (Fig. 214, *2*). Neben Stärke erscheint ein gelbrot

gefärbtes Öl wie bei den Chroolepideen. Die Verzweigung bietet nichts besonderes. An den Zweigenden, wie auch seitlich an den Gliederzellen stehen meist einzellige farblose Haare. Sie bilden sich unter Durchbrechung der Wandschichten, die dann später die erweiterte Basis umscheiden.

Akineten werden durch Umwandlung der obersten Faden- resp. Zweigzellen gebildet, sie werden frei durch Verschleimung der äußeren Membranschichten. Die Keimung erfolgt sofort oder nach längerer Ruhe, immer werden neue Fäden direkt aus ihnen gebildet. Die alten Hautschichten werden dabei gesprengt. Die Endzellen der Zweige können aber auch anschwellen und dann in zahlreiche Aplanosporen zerfallen (Fig. 214, *4*). Letztere sind dünnwandig und keimen wahrscheinlich sehr bald.

Wohin die Wittrockiella zu zählen sei, ist nicht ganz klar. Sie hat durch die Vielkernigkeit Beziehungen zu den Cladophoren, durch die Haare erinnert sie an die Chaetophoreen, durch die Akineten an die Chroolepideen. Ob man auf die Anwesenheit des gelben Öles viel Gewicht legen dürfe, ist mir zweifelhaft.

III. Oedogonieen-Reihe.

1. Cylindrocapsaceae.

Die Familie wird ausschließlich repräsentiert durch die Gattung Cylindrocapsa, eine seltene, durch Reinsch entdeckte Süßwasseralge. Die einzige Arbeit, welche die Entwicklungsgeschichte behandelt, verdanken wir Cienkowski.

Cylindrocapsa bildet unverzweigte Fäden, welche in der Jugend festgeheftet sind, im Alter meist frei schwimmen. Die Zellen gleichen im Bau denen von Ulothrix, sie liegen meist einreihig, doch können durch Längsteilungen wenige Parallelreihen gebildet werden. Akineten und Palmellen wie bei Ulothrix. Schwärmer (Makrozoosporen) mit zwei Geißeln.

Fig. 215. *Cylindrocapsa involuta* n. Cienkowski. *1* Faden mit befruchtungsreifem Oogonium. *2* Faden mit Oogonien und Spermatozoid-Mutterzellen. *e* Eizelle. *sp* Spermatozoiden. *spm* Spermatozoid-Mutterzellen.

Die Gameten sind ungleich entwickelt; man unterscheidet leicht Eier und Spermatozoiden, welche aus dem gleichen Faden hervorgehen können (Fig. 215, *2*).

Die Bildung der männlichen Organe wird dadurch eingeleitet, daß in den Gliederzellen des Fadens wiederholte Quer- und Längsteilungen einsetzen (Fig. 215, *2*); so entstehen Spermatozoidmutterzellen (*spm*) und aus jeder derselben gehen zwei Spermatozoiden hervor, die durch Aufreißen und Aufquellen der umhüllenden Zellwände frei werden. Sie sind spindelförmig, besitzen zwei Geißeln, pulsierende Vakuolen am Vorderende, ein rötlich verfärbtes Chromatophor und mutmaßlich einen Zellkern.

Die weiblichen Organe entstehen durch starke Vergrößerung beliebiger Fadenzellen. Der Inhalt rundet sich zu einem großen grünen Ei ab, das nach gelinder Kontraktion frei in seiner Mutterzelle liegt. Die Wandung derselben ist inzwischen erheblich aufgetrieben, sie zeigt Schichtung und bildet durch Verquellung an einer Seite eine Öffnung aus (Fig. 215, *1*). Durch diese schlüpfen die Spermatozoiden in das Oogonium ein und jedenfalls vereinigt sich eines derselben mit dem Ei. Letzteres umgibt sich dann mit Membran und stellt nach der üblichen Ausdrucksweise die Oospore dar; doch steht nichts im Wege, auch dies Gebilde nach dem Vorgange einiger englischer Forscher allgemein Zygote zu nennen. Speichert dieselbe unter Rotfärbung Reservestoffe, so erhalten wir auch hier eine Hypnozygote, deren Entwicklung unbekannt ist.

Cienkowski fand aber, daß nicht aus allen Eiern jene Hypnozygoten gebildet werden; er sah vielmehr nicht wenige der ersteren alsbald keimen, indem sie sich teilten und (wenn ich Cienkowski recht verstehe) entweder „Palmellen“ oder Fäden entwickelten. Der Autor vermutet, daß es sich hier um parthenogenetische Eier handelt. Das ist nicht unwahrscheinlich.

Über den phylogenetischen Zusammenhang von Ulothrix und Cylindrocapsa besteht wohl kein Zweifel.

2. Oedogoniaceae.

Unsere Familie gehört zu den bestuntersuchten Algengruppen. Wir sind in der Lage, allerlei kleine Notizen unberücksichtigt zu lassen und uns auf relativ wenige saubere Arbeiten zu stützen. Nachdem de Bary etwas vorgearbeitet, wurde Pringsheims Abhandlung grundlegend für die Kenntnis des Entwicklungsganges der Oedogoniaceen, Ergänzungen dazu lieferten Juranyi und besonders Klebahn. Stahl beschrieb eine neue Gattung. Strasburger, Kraskovits, van Wisselingk untersuchten die schon von Hofmeister, Dippel u. a. studierte Zellteilung mit neuen Methoden, und endlich Hirn lieferte eine treffliche Monographie mit Abbildungen aller Spezies, in welcher er auch manche historische Daten erwähnt, die wir hier übergehen mußten.

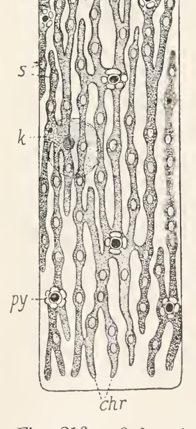


Fig. 216. *Oedogonium*-Zellen. Schmitz. *k* Kern, *chr* Chromatophor. *py* Pyrenoid, *s* Stromastärke.

Die Familie besitzt drei Gattungen. Das unverzweigte Oedogonium (Fig. 221) und die vielfach verästelte und mit charakteristischen Haaren versehene Bulbochaete (Fig. 218) sind kosmopolitische Algen des Süßwassers. Sie bevorzugen ruhige Orte, ohne daß damit natürlich das Vorkommen einzelner Arten in Bächen usw. ausgeschlossen wäre. Stahls Oedocladium (Fig. 219) ist Landpflanze.

Alle Wasseroedogoniaceen sind zum mindesten in der Jugend festgewachsen und zwar häufig mit Hilfe von farblosen, lappig-kralligen Fortsätzen der basalen Zelle (Fig. 218, *2*, *3*. Fig. 220, *8*), welche gelegentlich zu einer Miniaturhaftscheibe seitlich zusammenschließen. Diese Haftorgane werden nicht durch Zellwände von der Mutterzelle abgegliedert. Es gibt aber auch noch einen anderen Befestigungsmodus, den Hirn in Erinnerung gebracht: die Basalzelle ist halbkugelig, ja fast scheibenförmig abgeplattet (Fig. 220, *9*).

Die einzelnen Zellen der Oedogoniaceen lassen oft schon im lebenden Zustande einen recht großen Zellkern deutlich erkennen. Ein großes, von großen Maschen gitterförmig durchbrochenes Chromatophor (Fig. 216) liegt überall zylindermantelähnlich der Wand an. Dasselbe weist Pyrenoide in gewissen Abständen auf, führt aber auch so reichliche Stromastärke, daß die Anordnung des Ganzen häufig stark verdeckt wird. Daneben kommt nach FRITSCH „Fett" vor.

Das Interessanteste an den Oedogoniaceen ist die Membran und deren Verhalten bei der Teilung der Zelle.

Die Wand läßt eine dünnere Cuticularschicht (Bekleidung nach VAN WISSELINGK) und eine dickere Innenlage unterscheiden. Letztere besteht

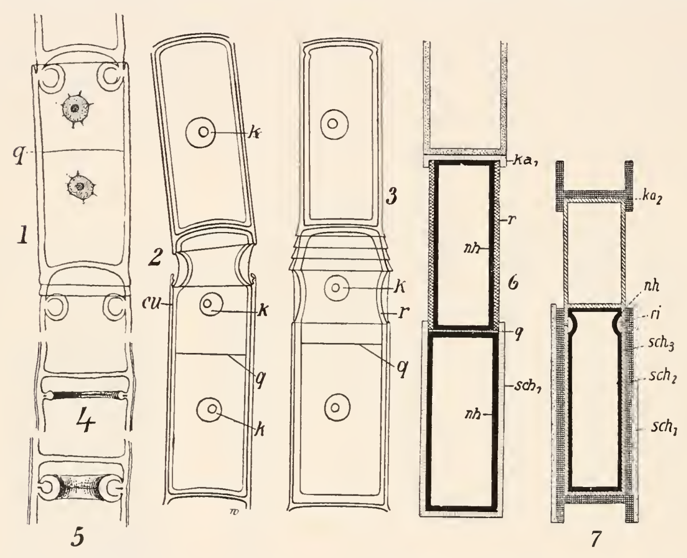


Fig. 217. Zellteilung bei *Oedogonium*. *1 Oed. Borisianum* n. HIRN. *2, 3 Oed. spec.* n. VAN WISSELINGK. *4, 5 Oed. tumidulum*, Ringbildung n. STRASBURGER. *6* Schema konstruiert n. VAN WISSELINGK. *7* Schema n. KRASKOVITS. *k* Kern, *cu* Cuticula, *q* Querwand, *r* Ring, *ri* Ringwulst, *nh* neue Haut, ka_1, ka_2, ... sch_1, sch_2 Kappen und korrespondierende Scheiben.

aus Zellulose, die Zusammensetzung der ersteren ist unklar. Eine echte Cuticula ist es nicht (könnte es Callose sein?).

Der Beginn der Zellteilung macht sich durch Anlage eines zunächst dünnen Ringes am Oberende der zu teilenden Zelle bemerkbar (Fig. 217, *4*). Der Ring schwillt zu einem dicken Wulst an, welcher die Zelle auf deren Innenwand umzieht (Fig. 217, *5*).

Der Ringwulst sitzt nur mit schmaler Basis der Mutterzellwand an (Fig. 217, *5*), er ist dieser mit Leistchen eingefügt (VAN WISSELINGK) und besteht aus Zellulose in seinem äußeren (dem Plasma zugekehrten), aus Cuticularmasse in seinen inneren Teilen. Diese dürfte freilich zunächst noch gallertartig sein (KLEBAHN). Meistens wird betont, daß der Ring aus der inneren Hautschicht durch Intussuszeptionswachstum hervorgehe, doch wird auch von Faltungen usw. gesprochen.

Ist der Ring annähernd fertiggestellt, so teilt sich der Zellkern nach bekanntem Schema, doch sind nach van Wisselingk die Chromosomen auffallend ungleich. Die Kernspindeln und die Verbindungslinie der Tochterkerne stellen sich naturgemäß in die Längsachse ein und nun bildet sich eine zarte Querwand, welche aber zunächst die Mutterzellwand nicht berührt, d. h., es handelt sich um eine vorläufig bewegliche Platte (*q*, Fig. 217, *1*). Etwa dort, wo in Fig. 217, *4* u. *5*, ein kleiner Spalt gezeichnet ist, reißt die alte Haut der Zelle, d. h., die Cuticularschicht (*cu* 217, *2*) mit einem Ringriß auf, der nach der einen Darstellung ganz scharf, nach der anderen unregelmäßiger ist, und nun streckt sich wohl unter starker Turgordehnung der Wulst recht rasch zu einer zylindrischen Membran, welche nur noch in einer schmal ringförmigen Zone (Fig. 217, *3*, *6*, *r*,) mit dem oberen und unteren Stück zusammenhängt. Das bedeutet ein erhebliches Längenwachstum der neugebildeten oberen Tochterzelle; aber auch die untere streckt sich und schiebt die ursprünglich tief unten gelegene junge Querwand (*q*) bis an die Rißstelle der alten Membran, hier erst dürfte sie sich an den Rändern der Mutterzellwand festlegen (Fig. 217, *3*, *6*,).

Der aus dem Wulst gebildete Membranzylinder besteht gemäß der Zusammensetzung der ersteren außen aus Cuticularmasse, innen aus Zellulose; die Querwand wohl aus der ersteren. Nachträglich aber umkleidet sich jede der neu gebildeten Zellen mit einer echten Zellulosewand (*nh*), die demnach an die älteren Lagen angeklebt wird. Schema 6 in Fig. 217 stellt das dar.

Mancherlei Einzelheiten bezüglich der Wandstruktur, der Wulstbildung usw. werden von verschiedenen Beobachtern verschieden angegeben. Ich folgte im wesentlichen Strasburger, Hirn und van Wisselingk. Willes Angaben und vor allen die Befunde von Kraskovits weichen davon ab. Letzterer glaubt, daß die zu teilende Zelle bald nach der ersten Anlage des Ringwulstes eine neue Zellulosewand rings um ihren Protoplasten bildet, daß dann der Ring gesprengt wird, um der eingeschlossenen Zelle die Möglichkeit zu geben, aus der alten Haut nach oben hin herauszuwachsen, etwa so wie es das Schema in Fig. 217, *7* wiedergibt.

Pringsheim schon bezeichnete den oberen kleineren Teil der zerrissenen Membran als Kappe, den unteren als Scheide. Ältere Fäden von Oedogonium zeigen nun häufig an gewissen Zellen, welche in mehr weniger großen Abständen voneinander in der Kontinuität des Fadens liegen, eine erhebliche Zahl solcher Kappen übereinander, und an diesen ist bekanntlich jedes Oedogonium sofort als solches zu erkennen (Fig. 217, *8*). Die Erscheinung hat ihren Grund darin, daß nicht alle Oedogonienzellen gleichmäßig teilungsfähig sind; nur diejenigen, welche bereits eine Kappe gebildet hatten, entwickeln deren mehrere, indem immer neue Zelluloseringe unmittelbar unter der älteren, voraufgehenden entstehen und dementsprechend natürlich auch neue Zellen.

Die Zellteilungen der reich verzweigten Bulbochaete (Fig. 218) verlaufen, was die Ringbildung betrifft, fast ebenso wie bei Oedogonium. Während aber bei dieser Gattung die teilungsfähigen Zellen interkalar an verschiedenen Stellen des Fadens liegen, ist es bei Bulbochaete stets die basale Zelle eines Sprosses oder eines Astes, welche Teilung und Wachstum einleitet und bedingt. Wir verfolgen das am besten an einigen Bildern von Keimlingen nach Pringsheim.

Nachdem die Zoospore sich festgesetzt und mit Membran umgeben hat, wird am Scheitel bald farbloses Plasma sichtbar. Dasselbe wird durch eine Querwand abgegliedert (Fig. 218, *2*) und wächst zu einem Haar aus, indem es die alte Membran als Kappe beiseite schiebt. Hier, wie bei allen anderen Haarbildungen

an älteren Sprossen, wird die Querwand normal, d. h. ohne voraufgehenden Ring gebildet. Unter der Basis der Haarzelle entwickelt sich dann ein Ring (Fig. 218, *2*, *rg*), ihm folgt die Bildung einer neuen Zelle nach oben hin (Fig. 218, *3*). Jetzt aber entsteht bei einer neuen Teilung der Ring nicht an der Basis der emporgehobenen Kappe, sondern am oberen Rande der stehengebliebenen Scheide (*rg* Fig. 218, *3*). Da sich dieser Prozeß wiederholt, müssen also von der basalen Zelle aus die Sprosse gleichsam hinaufgeschoben werden und jede Zelle eines Fadens kann nur eine Kappe tragen.

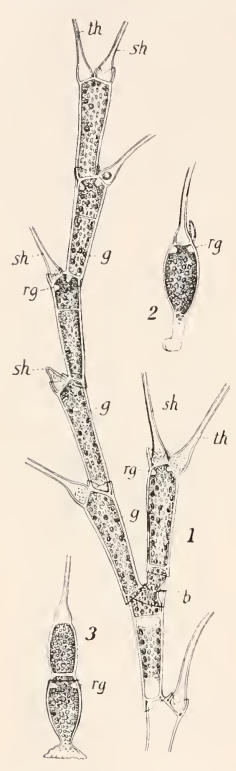


Fig. 218. *Bulbochaete setigera* n. Pringsheim. *rg* Ring, *th* Terminalhaar. *sh* Seitenhaar, *g* grüne Gliederzelle, *b* Astbasis.

Die Zweigbildung vollzieht sich analog. Neben dem ursprünglich terminalen Haar (*th*), sowie auch neben jeder grünen Gliederzelle (*g*) eines Sprosses bildet sich ein Haar (*sh*), welches die Muttermembran durchbricht und von dieser später an der Basis umscheidet wird. Unter der Haarzelle (*sh*) entsteht ein Ring (*rg*), welcher einer neuen grünen Zelle den Ursprung gibt. Damit ist die Zweiganlage geschaffen, und diese wächst nun an ihrer Basis (*b* Fig. 218, *1*) genau so wie der Hauptsproß. Weitere Einzelheiten schildert Pringsheim.

Stahls eigenartiges Oedocladium Protonema (Fig. 219) hat keine Haftscheibe, vielmehr kriecht der Hauptstamm auf dem feuchten Boden und entsendet ins Substrat farblose Seitenzweige. Über den Boden erheben sich dann verzweigte Fäden. Unter- und oberirdische Achsen können ineinander übergehen.

Die Fäden wachsen fast ausschließlich durch Teilung der Endzellen, welche flach konisch zugespitzt erscheinen (Fig. 219, *4*, *5*). Der bekannte Zellulosering entsteht am unteren Rande des Membrankegels und die nach Zerreißen desselben gebildete Kappe bleibt bisweilen nur in losem Zusammenhange mit den übrigen Membranteilen. Dann wird sie häufig schon bei der Streckung des Ringes abgestreift und hängt an der Scheide. In anderen Fällen wird der feste Verband zwischen Kappe und Tochterzellmembran gewahrt und dann resultieren die bekannten Sammelkappen (Fig. 219, *5*).

Die Zweigbildung wird durch Zelluloseanhäufung am apikalen Ende einer Zelle eingeleitet. Dann reißt die Membran mit einem Ring auf und der Ast tritt seitlich hervor (Fig. 219, *3*). Der Zweig wächst wieder nur an seiner Spitze.

Die ungeschlechtliche Vermehrung erfolgt überall durch Zoosporen; andere Modalitäten sind bei Oedogonium und Bulbochaete nicht bekannt, es sei denn, daß man das Auswachsen abgebrochener Fäden besonders in Rechnung setzen wollte. Oedocladium dagegen bildet außerdem Dauersprosse. An normal vegetierenden Pflanzen treten sie gewöhnlich unterirdisch auf (Fig. 219, *1*, *ds*), können aber, z. B. infolge von Eintrocknen, auch leicht oberirdisch entstehen. Zwei bis drei, gelegentlich auch mehr nebeneinander liegende Zellen schwellen bauchig an, füllen sich mit Reserve-

stoffen (Öl und Stärke) und nehmen eine rote Färbung an. Diese Gebilde — die den Rhizomen oder Knollen höherer Pflanzen physiologisch völlig entsprechen — vertragen mehrmonatliches Austrocknen und werden dann bei Benetzung usw. zu neuen Pflanzen.

Die Zoosporen der Oedogonien, Oedocladien und Bulbochaeten sind ovale bis fast kugelige Körper mit einem relativ breiten Mundende, welches aus durchsichtigem, dichtem Plasma besteht (Fig. 220, *3*).

Diesem sind die zahlreichen Geißeln im Kreise angeheftet; wie in Fig. 220, *3* angegeben stehen sie meistens dort, wo das plasmatische Mundstück an den chlorophyllführenden Teil angrenzt; doch gibt SCHERFFEL an, daß bei gewissen Arten der Wimpernkranz weiter nach vorn gerückt ist,

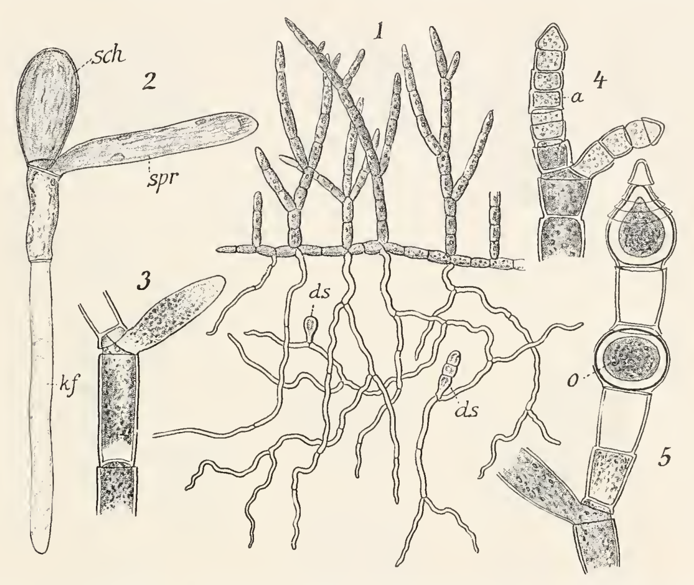


Fig. 219. *Oedocladium Protonema* n. STAHL. *1* Ganzes Pflänzchen. *2* Keimende Dauerzelle. *3* Verzweigung. *4* Antheridien. *5* Oogonien am Ende der grünen Triebe. *ds* Dauersprosse. *a* Antheridien. *o* Oogonien. *sch* Schwärmer mit Membran umgeben. *kf* Keimfaden. *spr* erster Sproß.

so daß er etwa die Mitte der hellen Spitze umfasst. Das würde dem entsprechen, was bei Ulva von SCHILLER gefunden wurde; der erste Fall würde den Beobachtungen STRASBURGERS bez. Cladophora an die Seite zu stellen sein (S. 356). Ein Augenfleck wurde vielfach nicht gefunden, doch gibt ihn SCHERFFEL für einige Arten an und LAMBERT zeigte ihn mir bei anderen. Er sitzt, etwa so wie bei Clamydomonas, nahe dem Vorderrande des Chromatophors.

Die Schwärmer entstehen einzeln in der Mutterzelle, und zwar sind sie in derselben so orientiert, wie Fig. 217 angibt, d. h. das helle Vorderende mit den Geißeln liegt der Längswand an. Einzelheiten über die Entwicklung geben wir später. Ist die Zoospore fertiggestellt, so zieht sich

das ganze Plasma ein wenig zusammen und bald erfolgt der Austritt, indem die Mutterzelle durch einen Ringriß (Fig. 220, *1*) aufspringt und auseinander klappt. Die Zoospore drängt sich heraus, zunächst noch von einer dünnen Hüllblase (*hb*) umgeben; später sprengt sie diese und eilt davon.

Klebs hebt unter Erinnerung an ältere Angaben hervor, daß die Zoosporenbildung stets am oberen Ende der Fäden beginnt und nach unten fortschreitet. Zerschnittene Fäden beginnen an der der Wunde zunächst gelegenen Stelle. Daraus darf geschlossen werden, daß die zoosporenbildenden Reize an den Enden der Fäden zuerst einwirken.

Die Schwärmsporen der Oedogoniaceen keimen sofort. Sie setzen sich bei vielen Oedogonien und bei Bulbochaete mit dem farblosen Mundende

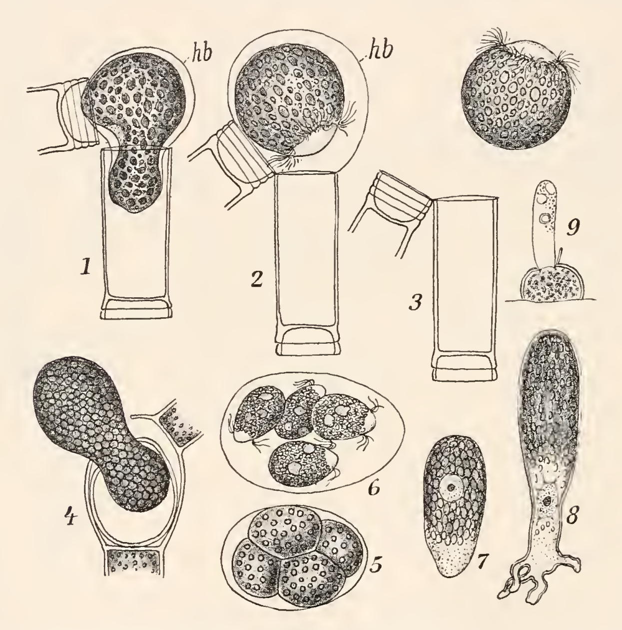


Fig. 220. *1—3* Zoosporenentleerung bei *Oedogonium concatenatum* n. Hirn. *4—6* Schwärmerbildung aus der Hypnozygote n. Juranyi. *7, 8* Keimlinge von *Oed. concatenatum* n. Hirn. *9* dieselbe von *Oed. rufescens* n. Scherffel.

fest (Fig. 220, *7, 8*), umgeben sich mit Membran, treiben Haftfortsätze und werden zu neuen Fäden. Der erste Ringwulst tritt an dem ursprünglichen Hinterende des Schwärmers auf und unter Abhebung einer Kappe folgt ein Zwei-Zellenstadium. Weitere Teilungen können in der oberen wie auch in der unteren Zelle einsetzen. Einzelheiten bei van Wisselingk, Fritsch u. a. Unter Umständen kann der Keimling ein- bis wenigzellig bleiben und sofort zu erneuter Zoosporenbildung schreiten. Die Wachstumsrichtung der Tochterindividuen steht in diesen Fällen, nach dem was über die Entwicklung der Schwärmer gesagt wurde, senkrecht zu derjenigen der Mutterpflanzen.

Das ist wohl nicht der Fall bei den Oedogonien mit kugeliger Fußzelle. Bei diesen setzt sich der Schwärmer, wenn ich SCHERFFEL recht verstehe, nicht mit dem Mundende fest, sondern saugt sich dem Substrat mit der Flanke unter schwach amöboider Bewegung an, etwa so wie die großen Zoosporen von Ulothrix (S. 289). Dann umgibt sich die etwa halbkugelige Zelle mit Membran und entsendet später unter Absprengung eines Deckels den aufgerichteten Faden (Fig. 220, *9*) (s. a. FRITSCH). Die Fußzelle allein kann vor Bildung eines Fadens unter ungünstigen Umständen eine Zoospore bilden, welche ebenfalls nach Absprengung eines Deckels ausschlüpft — ein für Oedogonium etwas auffallendes Bild.

Oedocladium bildet auch bei der Keimung keine Haftscheibe. Nachdem die Schwärmer mit Membran umhüllt sind, entsteht ein Zellulosering am unteren Ende, dem farblosen Teile des Schwärmers entsprechend. Hier tritt dann auch der Keimfaden hervor (Fig. 219, *2*) und wächst abwärts; neben ihm entwickelt sich der erste junge Sproß. Im einzelnen sind nach STAHL mancherlei Abweichungen vorhanden, die hier kaum erörtert zu werden brauchen.

Die Oogonien entstehen bei den Oedogoniaceen durch charakteristische Aufschwellung von Fadenzellen. Vorbereitende Teilungen, welche bei den einzelnen Arten etwas verschieden, aber gesetzmäßig sind (PRINGSHEIM, KLEBAHN), bestimmen die Oogoniummutterzelle. Diese erfährt nun bei Oedogonium zwecks definitiver Ausgestaltung des Oogoniums noch eine Teilung. Solche beginnt in bekannter Weise mit einem Ring, wenn aber dieser sich zu strecken beginnt, erweitert sich die obere Tochterzelle kugelig und treibt die noch dehnbaren Teile der Wand bauchig auf (Fig. 221, *2*).

Die untere Tochterzelle, wir nennen sie mit PRINGSHEIM Stützzelle (*st*), verbleibt in der Scheide, kann danach nicht aufgetrieben werden und bewahrt häufig den Charakter der üblichen Fadenzellen. Bisweilen indessen erscheint die Stützzelle mehr oder weniger reduziert, die letzte zur Eibildung führende Teilung ist nämlich unter solchen Umständen eine ganz ungleiche; die Stützzelle wird sofort kleiner angelegt und wächst nur wenig nach. Schon die Kerne weisen gleich nach der Teilung Größendifferenzen auf; außerdem geht der größte Teil von Plasma, Chlorophyll und Reservestoffen in die obere Zelle über, die untere erscheint inhaltsarm, fast farblos, das ist aus Fig. 221, *3* leicht ersichtlich, in welcher die mit *o* bezeichnete Zelle ein ganz junges Oogon vor der Aufschwellung darstellt.

Die weniger scharf hervortretenden Stützzellen, welche genügend Material behielten, können ihrerseits neue Oogonien produzieren, natürlich nach erneuter Teilung. Auch für inhaltsärmere Zellen gilt dasselbe, nur bedarf es bei ihnen längerer Zeit, um vorher Reserve- und Baumaterial zu beschaffen.

Oedocladium wie Oedogonium. Bulbochaete weicht insofern ab, als die kugelige Oogoniumzelle nicht in einem, sondern in zwei Teilungsakten gebildet wird. Die in Figur 221, *6* abgebildete Anlage ist durch erstmalige Sprengung eines Zelluloseringes (bei *r*) entstanden, *st'* ist die erste Stützzelle. Das entspricht dem Verfahren bei den Oedogonien, nur ist die Stützzelle nicht bis zum oberen Rande (*r*) der Scheide vorgewachsen. Nach Anlage eines neuen Zellstoffringes bei *r'* wird die Membran wieder gesprengt; jetzt nimmt das Oogon seine definitive Größe an und bildet zudem die zweite Stützzelle (*st''*), welche in der Regel sehr inhaltsarm ist. Nur der Kern ist leicht erkennbar. Die Folge der eben geschilderten Entwicklung ist, daß die Oogonien von Bulbochaete immer durch zwei halbkugelige Membranstücke oben und unten schalig umschlossen werden (Fig. 221, *6*).

In den jungen Oogonien liegt das Plasma der Wand vollständig an. Schon während dieser Zeit wölbt sich bei Oed. Boscii nach KLEBAHN eine kleine Partie der Oogoniummembran papillenartig vor (Fig. 221, *4*), und zudem wird jener Papille von innen her eine weiche Zelluloselamelle (*l*) angelagert. Die äußere Papille reißt (Fig. 221, *4*) zeitig auf, dann zieht sich das gesamte Plasma zu einem kugeligen oder eiförmigen Körper zusammen;

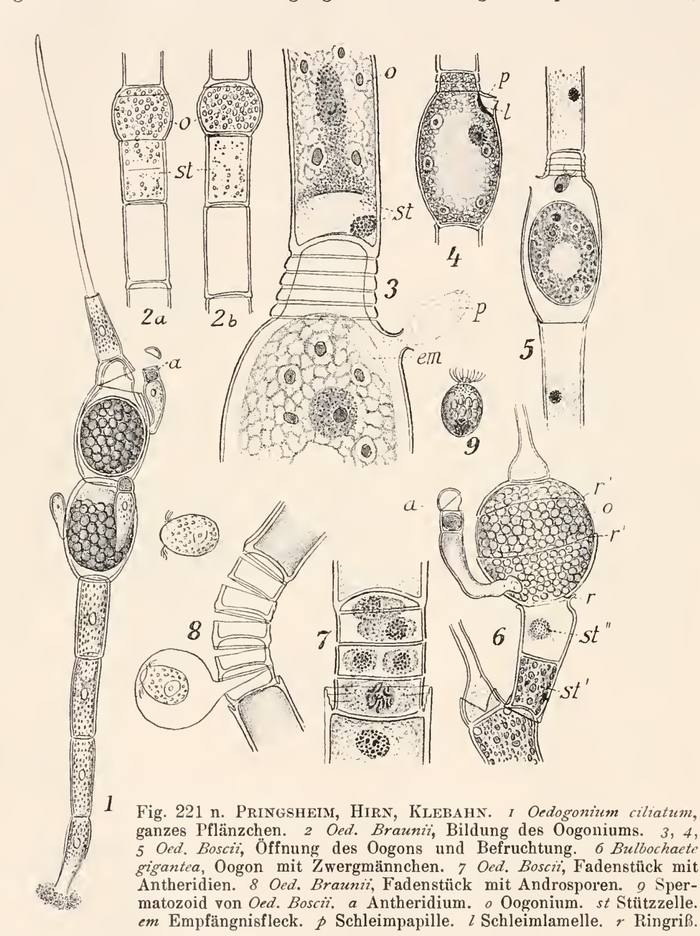


Fig. 221 n. PRINGSHEIM, HIRN, KLEBAHN. *1 Oedogonium ciliatum*, ganzes Pflänzchen. *2 Oed. Braunii*, Bildung des Oogoniums. *3, 4, 5 Oed. Boscii*, Öffnung des Oogons und Befruchtung. *6 Bulbochaete gigantea*, Oogon mit Zwergmännchen. *7 Oed. Boscii*, Fadenstück mit Antheridien. *8 Oed. Braunii*, Fadenstück mit Androsporen. *9* Spermatozoid von *Oed. Boscii*. *a* Antheridium. *o* Oogonium. *st* Stützzelle. *em* Empfängnisfleck. *p* Schleimpapille. *l* Schleimlamelle. *r* Ringriß.

an ihm wird ein heller, wie üblich aus körnigem Plasma bestehender Empfängnisfleck (Fig. 221, *3*) deutlich erkennbar, nachdem er schon vorher schwächer angedeutet war.

Nun verschleimt die äußere Papille vollständig (Fig 221, *3*), es entsteht eine Öffnung mit zurückgebogenen Rändern (Fig. 221, *5*), und der

Weg durch diese wird vollends dadurch frei, daß die innere Lamelle ebenfalls verquillt.

Viele Oedogonium- und wohl alle Bulbochaete-Arten verhalten sich dem Oed. Boscii ähnlich, höchstens mögen Differenzen in der Größe des Empfängnisfleckes bestehen, eine Anzahl von Oedogonien aber weist einen komplizierteren Öffnungsmechanismus auf. Hier reißt das Oogon am oberen Ende auf, das Oberende des Fadens biegt sich knieförmig zurück und nun wird, wohl unter Beteiligung des Plasmas der Eizelle, eine Art Eingangsrohr gebildet, das PRINGSHEIM im einzelnen schildert (Fig. 221, *1*).

Bei einer nicht übermäßig großen Zahl von Arten der Gattung Oedogonium und bei Oedocladium werden die Antheridien direkt aus den normalen Fäden gebildet. Die einzelnen Spezies können monöcisch oder diöcisch sein.

Zwecks Entwicklung dieser Organe werden eine oder mehrere lange Fadenzellen in kurze scheibenförmige Stücke zerlegt. Unter stets erneuerter, gelegentlich wohl auch unvollkommener Ringbildung werden vom apikalen Ende einer jeden Zelle her zirka drei bis vier scheibenförmige resp. ganz kurz zylindrische Zellen abgeschnitten, bis unten eine sterile Zelle übrigbleibt, welche der Stützzelle der Oogonien entsprechen mag (Fig. 221. *7*). Mit diesen Teilungen hat es bei Oedogonium Boscii u. a. sein Bewenden, bei anderen Arten aber werden die Scheiben durch sekundäre Wände noch weiter zerlegt. Ist die definitive Zahl der Scheibenzellen erreicht, so wird in einzelnen Zellen der ganze Inhalt derselben zum Spermatozoid umgewandelt, meistens aber gehen aus ihm je zwei männliche Zellen hervor (Fig. 221, *7*), welche neben- oder seltener übereinander gelagert nach PRINGSHEIM in gewissen Fällen durch eine zarte Membran, sonst nur durch plasmatische Schichten geschieden sind.

Die Spermatozoiden werden durch einseitiges Aufreißen und Knickung der Fäden frei (vgl. Fig. 221, *8*). Sie repetieren im wesentlichen die Form einer Zoospore im kleinen, haben also den Wimperkranz am hellen Vorderende. Der Kern liegt nach KLEBAHN weit nach hinten (Fig. 221, *9*); die Färbung ist hellgrün, gelegentlich auch wohl gelblich.

Das Gesagte gilt aber, wie schon angedeutet, nicht für alle Oedogoniaceen. Bei einer erheblichen Zahl von Oedogonien und allen Bulbochaeten finden wir als Zwischenstufe sog. Zwergmännchen. Halten wir uns zunächst an Oed. diplandrum, so zerteilen besondere Fäden einzelne ihrer Glieder in Scheibenzellen, genau so als ob Antheridien gebildet werden sollten. Auch das Grün geht in eine gelbe Färbung über. Sodann entleert jede Scheibe statt zweier Spermatozoiden (Fig. 221, *8*) einen spermatozoidähnlichen Schwärmer, den wir als Androspore bezeichnen. Statt nämlich in das Oogon einzuschlüpfen, wie man nach ihrer Entstehung wohl erwarten möchte, setzen sich die Androsporen auf weiblichen Fäden, besonders in der Nähe von Oogonien, ja auf diesen selbst fest. Mit Membran umgeben stellen sie eiförmige Zellen (die Zwergmännchen) dar, in deren Innern sich je zwei Spermatozoiden entwickeln. Diese heben einen Deckel auf dem Scheitel der Mutterzelle ab und gelangen in die Oogonien. Ihre Form entspricht derjenigen bei den androsporenlosen Formen.

Die übrigen Oedogonien und die Bulbochaeten weichen von dem eben geschilderten Verhalten nur in untergeordneten Punkten ab: die Androsporen entstehen auf den nämlichen Individuen wie die Oogonien, sie sind meistens grün gefärbt und auch wohl gelegentlich etwas größer. Die Zwergmännchen sind mehrzellig, sie haben eine Art Stützzelle (Fig. 221, *1*, *6*), mit der sie

sich festheften; die Antheridien entstehen in Gestalt von zwei und mehr scheibenförmigen Zellen auf deren Scheitel.

Nach der Verteilung der Geschlechtsorgane kann man drei Typen bei den Oedogonien unterscheiden, so man will: 1. gynandrische, d. h., monöcische Arten, welche männliche und weibliche Zellen auf der gleichen Pflanze erzeugen; 2. makrandrische, d. h., diöcische Arten; 3. nanandrische mit Zwergmännchen.

Pringsheim bezeichnete die mit Androsporen und Zwergmännchen versehenen Arten als „gynandrosporische", indem er sie als Zwischenglieder zwischen monöcischen und diöcischen Formen ansah. Aber schon Juranyi wies darauf hin, daß Oed. diplandrum dieser Meinung im Wege stehe. Die Zwergmännchen stellen wohl eine Anpassung dar, welche das Aufsuchen der Oogonien seitens der Spermatozoiden sichern resp. erleichtern soll. Insofern darf man auch nicht von einer besonderen Generation reden. Man wird die Androsporen kaum von den Zoosporen herleiten können, dagegen hat man in ihnen bei Oedogonium diplandrum wohl nichts anderes als ausgeschlüpfte Spermatozoidmutterzellen zu sehen, welche den letzten Abschluß ihrer Entwicklung in unmittelbarer Nähe der Oogonien vollziehen. Auch die übrigen Androsporen scheinen mir in ähnlicher Weise verständlich zu sein. Die Entwicklung der Antheridien wird an einer Stelle unterbrochen und an einer anderen fortgesetzt. Spermatozoiden als solche würden kaum keimfähig sein, warum es deren Mutterzellen nicht sein sollten, ist nicht einzusehen.

Pascher ist freilich ganz anderer Meinung, er erinnert an die Tatsache, daß die Androsporen vereinzelt zu kleinen Fäden auswachsen, welche keine Spermatozoiden hervorbringen, und glaubt, man müsse die Zwergmännchen von den Zoosporen herleiten. Wie bei den Ulotrichaceen und Chaetophoraceen aus gewissen Schwärmern kleine Pflänzchen hervorgehen, die rasch wieder Zoosporen erzeugen, so soll auch bei den Oedogonien der Anfang der ganzen Vorgänge an ähnlicher Stelle liegen. Bei Oedogonium fonticola entwickeln sich die Zwergmännchen nicht auf den weiblichen Fäden, sondern auf beliebigen Unterlagen, sie sind wohl auch etwas größer als sonst üblich. Das veranlaßte West, eine ähnliche Auffassung zu vertreten wie Pascher. Ich vermag aber beiden einstweilen nicht zu folgen.

Die Befruchtung der Oedogonien als solche bietet keine Besonderheiten. Im Leben ist das Eindringen der männlichen Zellen in die Öffnung des Oogons (vgl. Fig. 221, *5*) wohl am leichtesten an Oedogonium diplandrum mit seinen knallgelben Spermatozoiden zu verfolgen. Klebahn beobachtete die Verschmelzung der Sexualkerne an Oedogonium Boscii. Ob der Empfängnisfleck stets eine wesentliche Rolle spielt, bleibt zweifelhaft.

Nach der Befruchtung erfolgt die übliche Aufspeicherung von Reserve substanzen, Rotfärbung, Membranverdickung usw. in den Zygoten.

Die Ruhezeit scheint nicht immer eine lange zu sein, denn Juranyi sah bei Oedogonium diplandrum ziemlich bald Keimung eintreten. Diese erfolgt bei Oedogonium und Bulbochaete in der Weise, daß der noch rot gefärbte Inhalt aus der aufreißenden Membran ausschlüpft (Fig. 220, *4*), umgeben von einer zarten Wand oder „Blase", deren Herkunft im einzelnen nicht ganz klar liegt. Die ausgetretene Plasmamasse zerfällt dann in vier Schwärmer von bekannter Form. Diese, anfangs noch farbig, verlassen die Blase, werden allmählig grün und keimen wie die aus den Fäden stammenden Zoosporen.

Auf Grund der Pringsheimschen Erörterungen hat man häufig für Oedogonien einen Generationswechsel angenommen resp. von Gene-

rationszyklen gesprochen. Die Auffassung dürfte nach den Resultaten der KLEBSschen Untersuchungen an anderen Algen schon unwahrscheinlich sein, und tatsächlich zeigen denn auch seine speziell auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen, daß aus jeder Schwärmspore, mag sie einem Faden oder der Oospore entstammen, „alles" werden kann. KLEBS studierte Oedogonium diplandrum. Übertragung aus fließendem in ruhiges Wasser löst sowohl Zoosporen- als Oogonienbildung aus. Zoosporenbildung wird außerdem durch Temperatursteigerung um 5^0 und mehr ausgelöst, vorausgesetzt, daß die Anfangstemperatur 10^0 nicht übersteigt. Auch in Rohrzuckerlösung ist Zoosporenbildung zu erzielen. Während anorganische Salze die Erzeugung von Sexualorganen hemmen, wird diese durch ziemlich intensives Licht sicher ausgelöst. Oedogonium capillare bildet Zoosporen bei längerem Aufenthalt im Dunkeln usw.

Nach allen vorliegenden Daten schließen sich die Oedogoniaceen über Cylindrocapsa an die Ulotrichaceen an. Mit Recht betrachtet WILLE speziell die Bulbochaeten als Endglied einer Entwicklungsreihe, und das gleiche wird man für Oedocladium wohl anerkennen müssen.

Verwandtschaften der Ulotrichales.

Ältere und neuere Autoren schließen Ulothrix an Chlorosphaera, Chlorococcum oder an irgendwelche andere „Palmellen" an. Tätsächlich braucht man sich ja auch nur vorzustellen, daß sich die Zellen der Chlorosphaeren, die sich ohnehin durch Querteilung vermehren, zu Fäden vereinigt haben, und deshalb halte ich den Weg für durchaus gangbar. Immerhin kann noch auf eine andere Möglichkeit hingewiesen werden: man könnte durch Vermittelung von Hormidium direkt auf Flagellaten zurückgreifen, welche auch die Vorläufer von Polyblepharis u. a. gewesen sein mögen. Dann wären Hormidium, Ulothrix usw. eingekapselte Flagellaten in demselben Sinne wie die Confervaceen, und beide Reihen gingen miteinander durchaus parallel.

Die Ulvaceen sind vermöge ihres Zellenbaues und ihrer Fortpflanzung sicher nahe mit den Ulotrichaceen verwandt, und es steht kaum etwas im Wege, sie als verbreiterte oder sonstwie unter Längsteilungen spezifisch entwickelte Ulotrichaceen zu betrachten. Freilich ganz unbestritten ist diese Auffassung nicht, und man muß auch die Möglichkeit einer anderen Verknüpfung zugeben, nämlich mit den Tetrasporeen. Ulva könnte eine „gefestigte" Tetraspora sein, welche die Fähigkeit verloren hat, einzelne Zellen direkt aus dem Verbande zu entlassen. Ich neige persönlich mehr der ersterwähnten Auffassung zu.

Neben den Ulotrichaceen und Ulvaceen könnte vielleicht auch den viel umhergeworfenen Prasiolaceen eine vorläufige Rast gewährt werden. Wir bezeichneten die unbeweglichen Fortpflanzungsorgane, wenigstens zum Teil, als Aplanosporen, weil sie bei ihrer Entstehung die Abrundung zeigen, die diesen Körpern fast immer zukommt. Damit ist gesagt, daß man die Prasiolaceen wohl an andere Algen anreihen müsse, die noch im Vollbesitz ihrer Schwärmer sind, aber auch doch selber schon Neigung zur Aplanosporenbildung verraten. Ulothrix scheint mir am nächsten zu liegen, obwohl zu betonen ist, daß die Chromatophoren nicht unwesentlich verschieden sind. Von fädigen Stammformen aber muß man wohl ausgehen, weil fast alle Prasiolaceen in den Jugendstadien fädig sind.

LAGERHEIM und IMHÄUSER leiten dagegen die Familie von verschiedenen Protococcaceen ab; das scheint mir weniger Wahrscheinlichkeit für

sich zu haben, verdient aber doch der Erwähnung, weil gerade hier noch recht vieles unklar ist.

Stigeoclonium ist nichts anderes als eine verzweigte Ulothrix und da man jene Gattung bequem an den Anfang der Chaetophoraceen setzen kann, ist damit die ganze Familie gut untergebracht. Chaetophora und Draparnaldia sind höher differenzierte Gattungen, die vielen Acrochaeten, Endodermen usw. sind reduzierte Formen.

Die Fortpflanzung bei Ulvaceen, Ulotrichaceen, Chaetophoraceen ist, wenigstens nach unseren heutigen Kenntnissen so gleichartig, daß man sie danach fast in eine einzige Familie zusammenfassen möchte. Vielleicht ergeben sich aber später doch noch verschiedene Reihen.

Aphanochaete schließt sich als oogame Form leicht an, und seit Huber die Fortpflanzung dieser Alge demonstrierte, haben viele Autoren Coleochaete mit jener verbunden. Ich glaube mit Recht. Coleochaete ist hier das Endglied einer Reihe von Formen, die im Zellenbau und sonstigen Verhalten erhebliche Ähnlichkeiten aufweisen.

Mit Wille u. a. knüpfe ich an die Chaetophoraceen noch die Chroolepideen; Formen wie Pilinia-Acroblaste könnten wohl den Übergang vermitteln. Die Sache ist nicht ganz leicht, weil die Anpassung an eine andere Lebensweise in Fortpflanzung und Zellenbau stark eingegriffen hat. Immerhin halte ich die erwähnte Verbindung für besser als den Anschluß an die Siphonocladiaceen, der auch befürwortet worden ist, und zwar wegen der Mehrkernigkeit der Zellen. Da man aber jetzt weiß, daß diese vielfach garnicht vorhanden ist, fällt der letzte Grund für einen solchen Anschluß meines Erachtens weg. Wittrockiella erwähne ich in diesem Zusammenhang eigentlich nur, um ihm ein Plätzchen irgend welcher Art zu schaffen.

Von den isogamen unverzweigten Ulotrichaceen steigt nun ähnlich wie von den Chlamydomonaden eine oogame Reihe parallel derjenigen der Chaetophoreen empor. Cylindrocapsa ist ohne alle Schwierigkeit als eine fortgeschrittene Ulothrix aufzufassen, und viele Autoren behaupten dasselbe für die Oedogoniaceen. Ich glaube zwar, daß sie damit im Recht sind, allein man wird doch auch die Unterschiede nicht vergessen dürfen, welche zwischen Oedogonien und Ulothrix unverkennbar vorhanden sind. Dieselben liegen besonders in der Art der Begeißelung, und Bohlin geht so weit, daraufhin die Oedogonien als Stephanocontae in eine besondere Gruppe zu bringen. Man braucht wohl die Konsequenzen des Ciliensystems nicht ganz so weit zu treiben; man kann evtl. die Annahme gelten lassen, daß der Cilienkranz von Oedogonium einen abgeleiteten Typus repräsentiere. Nachdem Strasburger gezeigt hat, daß die zwei oder vier Geißeln der meisten Algenschwärmer (z. B. Cladophora) nicht der Spitze dieser terminal aufsitzen, sondern an einer kleinen Papille seitlich entspringen, könnte man vielleicht vermuten, daß jene Papille sich vergrößert und damit in Zusammenhang die Zahl der Cilien sich vermehrt habe. Die Frage bedarf aber wohl noch weiterer Klärung.

Nicht ausgeschlossen ist es, daß sich hier die Monoblepharideen (Lagerheim) verwandtschaftlich einreihen; doch schien mir die Sache nicht so sicher, daß eine Behandlung der Gruppe in unserem Buch hätte Platz greifen müssen.

Literatur.

Agardh, J. G., Till Algernas Systematik. Nya bidrag, Afd. 3. VI. Ulvaceen. Lunds Univers. Arsskr. 1883. **19**.
Ahlner, R., Bidrag till kännedom. om de svenska form af Enteromorpha. Stockholm 1877.
Allen, Ch. E., Die Keimung der Zygote bei Coleochaete. Ber. d. d. bot. Ges. 1905. **23**, 285.
Areschoug, De copulatione Mikrozoosporarum Enteromorphae compressae L. Botaniska Notiser 1876, S. 129.
—, Letterstedtia, ny alg-form från Port Natal. Öfvers. af Vet. Akad. Förhandlingar. Stockholm 1850.
Artari, Al., Untersuchungen über Entwickelung und Systematik einiger Protococcoideen. Diss. Basel 1892.
Bary, de, Über die Algengattungen Oedogonium und Bulbochaete. Abh. d. Senckenberg. Naturf.-Ges. zu Frankfurt 1854. **1**, 29.
Berthold, G., Untersuchungen über die Verzweigung einiger Süßwasseralgen. Nova acta Leopold. 1878. **40**, 190.
Börgesen, F., Marine Algae of the Faeröes. Botany of the Faeröes 1902. **2**.
Borzì, A., Studi algologici, I. Messina 1883.
—, Stadii anamorphici di alcune alghe verdi. Nuovo giornale bot. Ital. 1890. **22**, 403.
—, Zoddaea Chlorophycearum genus nov. Nuova Notarisia 1906. **17**, 14.
Brand, F., Mesogerron, eine neue Chlorophyceengattung. Beibl. z. Hedwigia. **38**, 181.
—, Zur näheren Kenntnis der Algengattung Trentepohlia Mart. Beih. z. bot. Zentralbl. 1902. **12**, 200.
—, Über die Stiel- und Trichtersporangien der Algengattung Trentepohlia. Ber. d. d. bot. Ges. 1910. **28**, 83.
—, Berichtigungen bezüglich der Algengruppen Stichococcus Näg. und Hormidium Kütz. Ebenda 1913. **31**, 64.
—, Über die Beziehung der Algengattung Schizogonium Kütz. zu Prasiola Ag. Hedwigia 1914. **54**, 295.
Braun, Al., Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. Freiburg 1849.
Chodat, R., Remarques sur le Monostroma bullosum Thuret. Bull. soc. bot. de France 1894. **41**.
—, Matériaux pour servir à l'histoire des Protococcoidées. Bull. herb. Boiss. 1894. **2**, 585.
—, Sur les algues perforantes d'eau douce. Ebenda 1898. **6**, 434.
—, Études de biologie lacustre. Coleochaete pulvinata. Ebenda 1898. **6**, 457.
—, Pleurococcus et Pseudopleurococcus. Ebenda 1899. **7**, 827.
—, Algues vertes de la Suisse 1902.
—, Étude critique et expérimentale sur le Polymorphisme des Algues. Genf 1909.
—, Monographies d'Algues en culture pure. Bern 1913.
Cienkowski, Chlorophyllhaltige Gloeocapsen. Bot. Ztg. 1865. **23**.
—, Über Palmellenzustand bei Stigeoclonium. Ebenda 1876. **34**, 17.
—, Zur Morphologie der Ulotricheen. Bull. de l'Acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg 1876. **21**, 529.
Collins, F. S., The North American Ulvaceae. Rhodora. **5**, 1—32.
Cramer, Einige Bemerkungen zu der kürzlich erschienenen Schrift von A. Dodel über Ulothrix zonata. Bot. Ztg. 1876. **34**, 695.
Cunningham, D. D., Mycoidea parasitica. Ein neues Genus parasit. Algen usw. Transact. of Linn. soc. 1879, 2. ser. bot. **1**, 301.
Deckenbach, C., Über den Polymorphismus einiger Luftalgen. Scripta bot. Petersburg 1893. **4**, 32.
Delf, E. M., The attaching discs of the Ulvaceae. Ann. of bot. 1912. **26**, 403.
Dodel, A., Ulothrix zonata. Pringsh. Jahrb. 1876. **10**, 417.
Dodel-Port, Über Paarung von Schwärmsporen bei Enteromorpha clathrata. Verhandl. der 50. Vers. Deutsch. Naturf. u. Ärzte in München 1877.
Famintzin, A., Die anorganischen Salze als ausgezeichnetes Hilfsmittel zum Studium der Entwickelung niederer chlorophyllhaltiger Organismen. Bull. de l'Acad. des sc. de St. Pétersbourg 1872. **17**, 31.
Franke, M., Endoclonium polymorphum. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1883. **3**, 365.
Fritsch, F. E., Observations on the young plants of Stigeoclonium Kütz. Beih. bot. Zentralbl. **13**, 368—387.
—, The structure and development of the young plants in Oedogonium. Ann. of bot. 1902. **16**, 467.

Fritsch, F. E., Observations on species of Aphanochaete. Ebenda 1902. **16**, 403.
—, Algological notes. Nr. 5: Some points in the structure of a young Oedogonium. Ebenda 1904. **18**, 648—653.
Gaidukow, N., Über die Kulturen und den Uronemazustand der Ulothrix flaccida. Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **21**, 522.
Gay, F., Sur les Ulothrix aëriens. Bull. soc. bot. France 1888. **35**, 65.
—, Recherches sur le développement et la classification de quelques algues vertes. Thèse Paris 1891.
Ghose, S. L., A new species of Uronema from India. Ann. of Bot. 1920. **34**, 95.
Gobi, Chr., Algologische Studien über Chroolepus Ag. Bull. de l'Acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg 1872. **17**, 124.
Goebel, K., Morphologische und biologische Studien. I. Epiphyt. Farne u. Muscineen. Ann. Buitenzorg 1887.
Greger, J., Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung und Fortpflanzung der Gattung Microthamnion Naeg. Hedwigia 1915. **56**, 374.
Haase, Gertraud, Zur Kern- und Fadenteilung von Ulothrix subtilis. Arch. f. Hydrobiologie u. Planktonkunde 1910. **4**, 167.
Hariot, P., Verschiedene Abhandlungen über Chroolepideen. Journ. de bot.: **3**, 345; **4**, 77; **5**, 77, 114, 288; **7**, 216, 296.
Heering, W., Ulotrichales, Microsporales, Oedogoniales, in Paschers Süßwasserflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, VI. Jena 1914.
Hildebrand, F., Über einen Chroolepus mit Zoosporenbildung. Bot. Ztg. 1861. **19**, 81.
Hirn, K. E., Monographie und Ikonographie der Oedogoniaceen. Helsingfors 1900.
—, Studien über Oedogoniaceen. Acta soc. sc. fennicae 1906. **34**, Nr. 8.
Huber, J., Contributions à la conn. des Chaetophorées épiphytes et endophytes. Ann. sc. nat. bot. 1892. 7e sér. **16**, 264.
—, Sur un état particulier du Chaetonema irregulare Now. Bull. herb. Boiss. 1894. **2**, 163.
—, Observations sur la valeur morphologique et histologique des poils et des soies dans les Chaetophorées. Journ. de bot. 1892. **6**, 321.
—, Sur l'Aphanochaete R. Br. et sa reproduction sexuée. Bull. soc. bot. de France 1894 **41**, 94.
Jennings, A. V., On two new species of Phycopeltis from New-Zealand. Proc. Roy. Irish Acad. Dublin 1896. 3. ser. **3**, 753.
Imhäuser, Entwickelungsgeschichte und Formkreis von Prasiola. Arb. d. bot. Inst. Marburg. Flora 1889. **47**, 233.
Jörstad, Ivar, Undersökelser over zygoternes spiring hos Ulothrix subflaccida Wille. Nyt. Magazin for Naturvidenskaberne 1921. **51**, 61.
Jost, L., Beiträge zur Kenntnis der Coleochaeten. Ber. d. d. bot. Ges. 1895. **13**, 433.
Juranyi, L., Beiträge zur Morphologie der Oedogonien. Pringsh. Jahrb. 1872. **9**.
Karsten, G., Untersuchungen über die Familie der Chroolepideen. Ann. Buitenzorg 1891. **10**, 1.
Kirchner, Über die Entwickelungsgeschichte einiger Chaetophoreen. Tagebl. d. 54. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte in Salzburg.
Klebahn, H., Chaetosphaeridium Pringsheimii usw. Pringsh. Jahrb. 1892, **24**, 115.
—, Studien über Zygoten. II. Die Befruchtung von Oedogonium Boscii. Ebenda 244.
—, Zur Kritik einiger Algengattungen. Ebenda 1893. **25**, 278.
Klebs, G., Fortpflanzung bei Algen und Pilzen. Jena 1896.
Klerker, J. af, Über zwei Wasserformen von Stichococcus. Flora 1896. **82**, 90.
Kraskovits, G., Ein Beitrag zur Kenntnis der Zellteilungsvorgänge bei Oedogonium. Sitz.ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. **114**, Abt. I.
Kuckuck, P., Bemerkungen zur marinen Algenflora von Helgoland, II. Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland. N. F., **2**, 317.
Lagerheim, G. v., Bidrag till Sveriges Algflora. Öfversigt af Vet. Akad. Förhandlingar. Stockholm 1883, S. 74.
—, Note sur l'Uronema, nouveau genre des algues d'eau douce etc. Malpighia 1887. **1**, fasc. 12.
—, Studien über die Gattungen Conferva und Microspora. Flora 1889. **72**, 179.
—, Über die Fortpflanzung von Prasiola. Ber. d. d. bot. Ges. 1892. **10**, 366.
Lagerstedt, N., Om algslägtet Prasiola. Upsala 1869.
Lambert, F. D., An unattached zoosporic form of Coleochaete. Tafts coll. stud. 1910. **3**, 61.
—, Didymosporangium repens, new genus and species of Chaetophoraceae. Ebenda 109—115.
Lechmere, A. E., Eine epiphyllische Ulothrix. Naturw. Zeitschr. f. Land- u. Forstwirtsch. 1915. **13**, 30.
Lewis, J. F., Notes on the morphology of Coleochaete Nitellarum. The John Hopkins univ. circular 1907, N. ser., Nr. 3, 29—31.

Livingston, B. E., Chemical stimulation of a green Alga. Bull. Torrey bot. Club 1905. **32**, 1.
—, Notes on the Physiology of Stigeoclonium. Bot. Gaz. 1905. **39**, 297.
—, Physiological properties of Bag Water. Ebenda 348.
Matruchot et Molliard, Variations de structure d'une algue verte sous l'influence du milieu untritif. Rev. gén. de bot. 1902. **14**, 113.
Meyer, K., Lebensgeschichte der Trentepohlia umbrina. Bot. Ztg. 1902. **25**.
—, Trentepohlia lagenifera Hild. Biol. Zeitschr. Moskau 1910. **1**, 14—18.
—, Über die Microspora amoena (Kütz) Rab. Ber. d. d. bot. Ges. 1913. **31**, 441.
Moebius, M., Morphologie der haarartigen Organe bei den Algen. Biol. Zentralbl. 1892. **12**, 71.
—, Beitrag zur Kenntnis der Algengattung Chaetopeltis Berth. Ber. d. d. bot. Ges. 1888. **6**, 242.
Nägeli, C., Gattungen einzelliger Algen. Zürich 1849.
—, Bildung der Schwärmsporen bei Stigeoclonium insigne. Pflanzenphysiol. Unters. v. Nägeli u. Cramer, H. 1, S. 36.
Oltmanns, Fr., Einige parasitische Meeresalgen. Bot. Ztg. 1894. **52**, 1, S. 207.
—, Die Entwickelung der Sexualorgane bei Coleochaete pulvinata. Flora 1898. **85**, 1.
Pascher, A., Zur Kenntnis der geschlechtlichen Fortpflanzung bei Stigeoclonium sp. (St. fasciculatum Kütz?). Flora 1905. **95**, 95—107.
—, Über die Reproduktion bei Stigeoclonium nudiusculum und bei Stigeoclonium sp. Archiv f. Hydrobiol. u. Planktonkunde 1906. **1**, 433—438.
—, Über die Zwergmännchen der Oedogoniaceen. Hedwigia 1907. **46**, 265—278.
—, Studien über die Schwärmer einiger Süßwasseralgen. Bibl. botanica 1907, **67**.
—, Über merkwürdige amöboide Stadien einer höheren Grünalge. Ber. d. d. bot. Ges. 1909. **27**, 143.
Petersen, Joh. Boye, Studier over danske aërophile Alger. Mém. de l'acad. royale des sc. et des lettres de Danmark 1915. 7e sér. **12**, Nr. 7.
Piercy, A., The structure and mode of life of a form of Hormidium flaccidum A. Braun. Ann. of Bot. 1917. **31**, 513.
Pringsheim, N., Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen. I. Morphologie der Oedogonien. Pringsh. Jahrb. 1858. **1**, 1. — III. Die Coleochaeten. Ebenda 1858. **2**, Ges. Abh. **1**.
—, Über die Dauerschwärmer des Wassernetzes und über einige ihnen verwandte Bildungen. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1857. Ges. Abh. **1**.
—, Beiträge zur Kenntnis einiger Meeresalgen. Ebenda 1861.
Reinke, J., Über Monostroma bullosum Thur. und Tetraspora lubrica Kütz. Pringsh. Jahrb. 1878. **11**, 531.
—, Zwei parasitische Algen. Bot. Ztg. 1879. **37**, 273.
—, Atlas deutscher Meeresalgen. Berlin 1892.
Reinsch, Ein neues Genus der Chroolepideen. Bot. Ztg. 1879. **37**, 361.
Rosenvinge, L. K., Gronlands Hafalger. Meddelelser om Grønland 1893. **3**.
—, Dass. in Ann. des sc. nat. bot. 1894. 7e sér. **19**, 53.
—, Deuxième Mém. sur les algues marines du Groenland. Meddelelser om Grønland 1898. **20**.
Schaarschmidt, J., Beiträge zur Entwickelung der Gongrosiren. Ungar. Jahresber. **11**, 85.
Scherffel, A., Einige Beobachtungen über Oedogonien mit halbkugeliger Fußzelle. Ber. d. d. bot. Ges. 1901. **19**, 557.
—, Algologische Notizen. Ebenda 1907. **25**, 228.
Schiller, J., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gattung Ulva. Sitz.ber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Kl., I. Abt., 1907. **116**, 1.
Schmidle, W., Aus der Chlorophyceenflora der Torfstiche zu Virnheim. Flora 1894. **78**, 42.
—, Gongrosira trentepohliopsis. Österr. bot. Zeitschr. 1897. **47**, 41.
—, Vier neue, von Prof. Lagerheim in Ecuador gesammelte Baumalgen. Ber. d. d. bot. Ges. 1897. **15**, 456.
—, Über drei Algengenera. Ebenda 1901. **19**, 10.
Schussnig, B., Algolog. Abhandlungen. Über einige neue und seltene Chlorophyceen der Adria. Sitz.ber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Kl., 1915. **124**, 425.
Senn, G., Über einige koloniebildende einzellige Algen. Bot. Ztg. 1899. **57**, 39.
—, Physiologische Untersuchungen an Trentepohlia. Verh. d. Schweizer naturf. Ges. in Solothurn, Aarau 1911. **94**.
Snow, J. W., Pseudopleurococcus n. g. Ann. of Bot. 1899. **13**, 189.
—, Ulvella americana. Bot. Gaz. 1899. **27**, 309.
—, Two epiphytic Algae. Bot. gaz. 1911. **51**, 360.

Stahl, E., Oedocladium protonema, eine neue Oedogoniaceengattung. Pringsh. Jahrb. 1891. **23**, 339.
Strasburger, E., Histologische Beiträge I.
—, Dass. IV. Schwärmsporen, Gameten, pflanzl. Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. Jeua 1892.
—, Zellbildung und Zellteilung, 3. Aufl., Jena 1880, S. 187.
Ström, Kaare Münster. Algological Notes. III. The germination of the Zoogonidia of Stigeoclonium tenue. Nyt Magazin for Naturvidenskaberne 1921. **59**, 9.
Szymanski, Über einige parasitische Algen. Diss. Breslau 1878.
Thomas, N., Notes on Cephaleuros. Ann. of bot. 1913. **27**, 781.
Thuret, G., Études algologiques 1878.
Tilden, J. E., A contribution of the life history of Pilinia diluta Wood and Stigeoclonium flagelliferum Kg. Minnesota bot. studies 1896, Pt. 9, Nr. 37.
Toni, de e Saccardo, F., Revisione di alcuni generi di Clorificee epifite. Notarisia 1890.
Ursprung, A., Eine optische Erscheinung an Coleochaete. Ber. d. d. bot. Ges. 1905. **23**, 236.
Ward, M. H., Structure, development and life-history of a tropical epiphyllous Lichen (Strigula complanata Fee.). Transact. of the Linnean soc. of London 1884. 2. ser. bot., **2**, pt. 6, p. 87.
Weber v. Bosse, A., Études sur des algues de l'archipel Malasien. I. Trentepohlia spongophila n. sp. et Struvea delicatula Kütz. Ann. Buit. 1890. **8**, 79.
—, Étude sur les algues parasites des Paresseux. (Trichophilus.) Naturk. Verh. v. de Holland. Maatsch. d. Wetensch. Haarlem 1887.
Welsford, E. J., The morphology of Trichodiscus elegans, gen. et spec. nov. Ann. of Bot. 1912. **26**, 239.
West, G. S. and Hood, O. E., The structure of the cell wall and the apical growth in the genus Trentepohlia. The new hytolog. 1911. **10**, 241.
West, G. S., Algological Notes. X. Observations upon two species of Oedogonium, with some remarks upon the origin of the dwarf males. Journ. of Bot. 1912. **50**, 321.
Wildeman, E. de, Note sur deux espèces terrestres du genre Ulothrix. Bull. soc. bot. de Belgique 1886. **25**, 7.
—, Les Trentepohlia des Indes Neerlandais. Ann. Buitenzorg 1890. **9**, 127.
—, Abhandl. über Chroolepideen. Bull. soc. bot. de Belgique 1888, 1889, 1894, 1897.
—, Notes sur quelques espèces du genre Trentepohlia Mart. Ann. soc. belge de microsc. 1894. **18**, 1.
—, Les espèces du genre Trentepohlia. Notarisia 1896. **11**, 84.
Wille, N., Über die Zoogonidien bei Trentepohlia und ihre Kopulation. Botaniska Notiser 1878, S. 165.
—, Über die Schwärmzellen und deren Kopulation bei Trentepohlia Mart. Pringsh. Jahrb. 1887. **18**, 426.
—, Algologische Mitteilungen. VIII. Über die Gattung Gongrosira Kütz. Ebenda 484.
—, Om slägten Gongrosira Kütz. Kgl Vidensk. Akad. Öfvers. 1883.
—, In Engler-Prantl. **1**, 2.
—, Über eine neue endophyt. Alge. Algol. Mitt. in Pringsh. Jahrb. 1887. **18**, 435.
—, Algol. Mitteilnngen. IV. Über die Zellteilung bei Oedogonium. Ebenda 443.
—, Akineten und Aplanosporen. Algol. Mitt. Ebenda 492.
—, Studien über Chlorophyceen. Vidensk. Selssk. Skrifter, I. math.-naturw. Kl., 1900, Nr. 6.
—, Algol. Untersuchungen an der biologischen Station in Drontheim. I. Über die Entwicklung von Prasiola furfuracea. Det kgl. Norske Videnskab. Selskab. Skriften 1906. **3**.
—, Algologische Notizen. XV. Über Wittrockiella n. gen. Nyt. Magazin f. Naturvidenskaberne 1907. **47**.
—, Dass., XVI—XXI. Ebenda 1910. **48**, 281.
—, Dass., XXII: Studien in Agardhs Herbarium. Ebenda 1913. **51**.
—, Om udviklingen af Ulothrix flaccida Kütz. Svensk bot. Tidskrift 1912. **6**, 447.
Wisselingk, C. van, Über die Karyokinese bei Oedogonium. Beih. bot. Zentralbl., I, 1908. **23**, 137—155.
—, Über den Ring und die Zellwand bei Oedogonium. Ebenda 157.
Wittrock. V. B., Försök till en monogr. of algslägtet Monostroma. Stockholm 1866.
—, Om Binuclearia et nytt Confervacée slägte. K. svensk. Vet. Akad. Bihang 1887. **12**, 2, Nr. 5.

X. Siphonocladiales.

Die Gruppe zerfällt in folgende Familien:

α) **Isogame.**

1. **Cladophoraceae.** Alle Zellen in den Sprossen verschiedenen Grades sind annähernd gleich. Ein Hauptstamm tritt nicht hervor. Zellteilung durch einfache Einschnürung. Typus: Cladophora.
2. **Siphonocladiaceae.** Bei den typischen Formen tritt ein Hauptstamm hervor, aus welchem am Scheitel meist reich verzweigte Äste hervorgehen. Hauptstamm oft eine einzige große Zelle. Äste nicht durch eine Querwand von der Mutterachse abgegliedert. Zellteilung unter starker Contraktion und Ballung des Protoplasmas. Typus: Siphonocladus.
3. **Valoniaceae.** Sproßsystem meist aus wenigen, blasig aufgetriebenen Riesenzellen zusammengesetzt. Eine Stammzelle kaum erkennbar. Typus: Valonia.
4. **Dasycladaceae.** Eine vertikale, große Stammzelle trägt zahlreiche, meist vielzellige Wirteläste oder deren Äquivalente. Typus: Dasycladus.

Eine scharfe Scheidung dieser Gruppen, zumal der drei ersten, ist kaum möglich, weil mancherlei Gattungen bekannt wurden, welche in willkommener Weise den Übergang von der einen zur andern vermitteln. So machen denn auch die verschiedenen Bearbeiter den Schnitt zwischen den Gattungen an recht verschiedener Stelle (vgl. Wille, Börgesen, Howe u. a.). Im Grunde sind die meisten über den Tatbestand einer Meinung und so erübrigt sich hier eine Unterhaltung über kleine Differenzen.

β) **Oogame.**

5. **Sphaeropleaceae.** Unverzweigte wurzellose Fäden aus gleichartigen Zellen zusammengesetzt. Chromatophoren ringförmig.

1. Cladophoraceae.

Chaetomorpha,
Urospora,
Rhizoclonium
Cladophora (inkl. Aegagropila und Pithophora)

sind die wichtigsten Gattungen der obengenannten Familie, über welche eine zusammenfassende Bearbeitung nicht vorliegt.

Sie sind zum mindesten in der Jugend festgewachsen und zwar bevorzugen sie totes Substrat; doch dringen einzelne Arten mit ihren Wurzelfäden auch in das lebende Gewebe anderer Algen, ja gelegentlich in das von Tieren ein.

Viele Cladophoren fluten im Wasser der Bäche und Ströme, andere leben in Seen und im Meer, aber auch in diesem wählen sie Standorte nahe an der Oberfläche, an welchen ausgiebige Bewegung herrscht. Das schließt nicht aus, daß wieder andere Arten, Rhizoclonium, Chaetomorpha u. a. sich in ruhigen Buchten und Tümpeln sowohl des Süß- wie des Salzwassers ansiedeln. In diesen können sie auch nach der Loslösung schwimmende Watten bilden oder aber sich zu Überzügen, Polstern usw., ja zu den sog. Meerbällen ausgestalten.

Vegetationsorgane.

Alle Chaetomorpha- und Urospora-Arten (Lagerheim, Richter, Hagen usw.) stellen eine einzige Reihe großer Zellen dar, sind also unverzweigt (Fig. 225). Rhizoclonium (Gay) bildet eine mäßige Zahl oft gabeliger Äste aus, daneben oft kurze, fast dornartige Seitentriebe, Cladophora dagegen entwickelt ein so reiches System zahlreicher Zweiglein, daß große Büsche der Alge (Fig. 222) entstehen.



Fig. 222. Orig. *Cladophora spez.* Habitusbild aus der Glomerula-Gruppe.

Chaetomorpha und Rhizoclonium wachsen durch annähernd gleichmäßige Teilung aller Zellen des Fadens, bei den Cladophoren dagegen hat sich allmählich ein Scheitelwachstum herausgebildet. Dasselbe ist allerdings bei den verschiedenen Arten nicht gleichmäßig scharf ausgeprägt. Clad. gossypina steht nach Berthold auf einer relativ niedrigen Stufe. Zwar ist eine Scheitelzelle erkennbar, die Segmente derselben teilen sich aber so reichlich, daß die erstere stark in den Hintergrund tritt. Etwas schärfer ausgeprägt ist die Scheitelzelle schon bei Cl. fracta, die Segmente teilen sich weniger häufig als bei der vorher genannten Art, und bei Cl. prolifera endlich fand Berthold in den Segmenten kaum noch Teilungen, sodaß fast die ganze Verlängerung der Äste auf Rechnung der Scheitelzelle kommt. An solche Formen schließen sich die von Kjellman als Acrosiphonia zusammengefaßten Arten an, die sich außerdem durch eine besonders lange Endzelle der Äste auszeichnen.

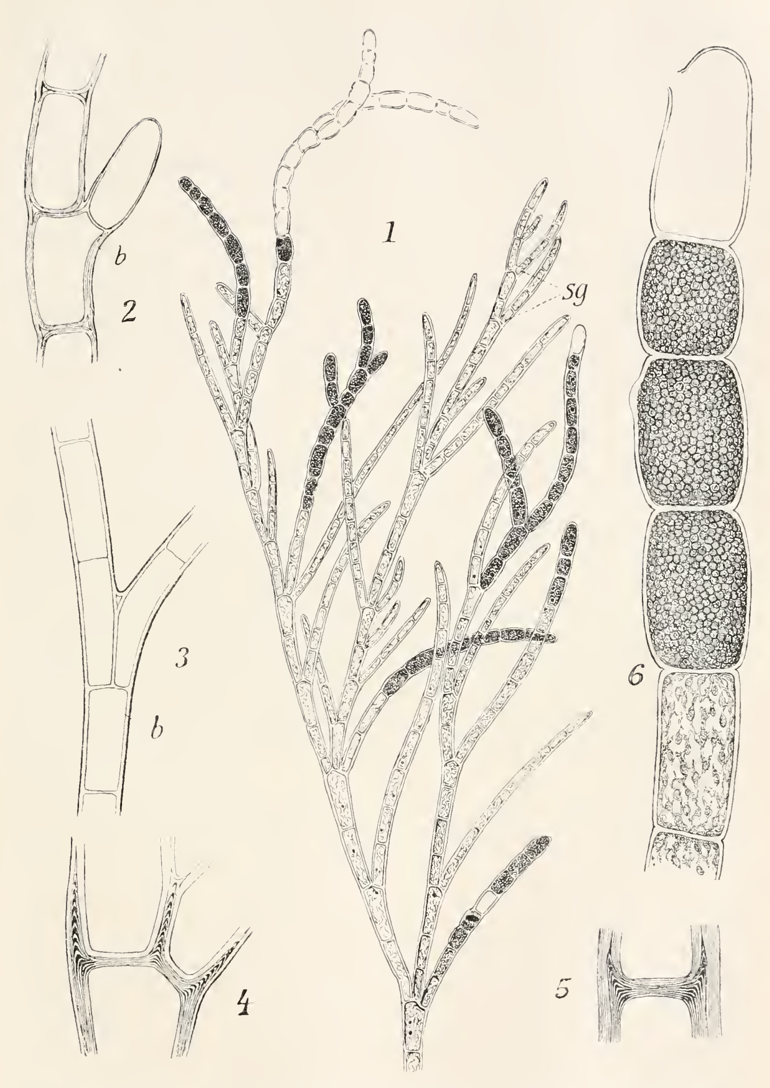


Fig. 223. *1* Zweig einer *Cladophora* spez. mit Zoosporangien. Orig. *2* junger Seitenzweig von *Cladophora hamosa* n. ROSENVINGE. *3* älterer Seitenzweig von derselben mit dem Muttersproß verwachsen n. NORDHAUSEN. *4* Schema einer Verwachsung n. demselben. *5* Querwand von *Clad. rupestris* n. ROSENVINGE. *6* Zoosporangien von *Cladophora* spez. stark vergr. Orig.

Die Verzweigung der Cladophora-Arten erfolgt fast überall in der Weise, daß die Gliederzellen der relativen Hauptsprosse an ihrem apikalen Ende (unmittelbar unter der gleichnamigen Querwand) eine Ausstülpung treiben, welche späterhin durch eine Wand abgegrenzt wird (Figur 223, *2*) und dann fortwächst.

Dabei treten dann mancherlei sekundäre Lageänderungen ein. Häufig verschiebt sich der Seitensproß unter partieller Verdrängung des Muttersprosses derart, daß man glauben möchte, es liege eine Gabelung vor (*sg* Fig. 223, *1*), häufig verwachsen auch beide Organe scheinbar miteinander (Fig. 223, *3*).

Magnus, Brand, Rosenvinge und Nordhausen haben diese Dinge behandelt, sind aber über die Erklärung der Prozesse natürlich nicht einig. Die nachträgliche Überführung des Haupt- und Seitensprosses in die Gabelstellung wird hervorgerufen, das ist kaum anders denkbar, durch Wachstumsprozesse am Oberende der Mutterzelle, welche den Zweig erzeugte (bei *b* Fig. 223, *2*, *3*), und nach Brand würde es sich bei der Zweigverwachsung auch in erster Linie um eine Aufrichtung des Ästchens durch Wachstum unterhalb seiner Basis handeln (bei *b*, Fig. 223, *3*). Er nennt das Evektion. Dieser an sich einleuchtenden Erklärung widersprechen vielleicht die unten zu behandelnden Falten in den Membranen.

Aegagropilen. Die festsitzenden Cladophoren lösen sich leicht ganz oder teilweise vom Substrat usw. los, um schwimmende Watten oder auf dem Boden der Gewässer liegende Flocken usw. zu bilden. Kommen alle diese in ungünstige Bedingungen, so nehmen sie oft recht abweichende Formen an und machen damit dem Systematiker viel Not. Brand konnte zeigen, daß die Cladophora fracta — früher als selbständige, frei schwimmende Art beschrieben — in den Formenkreis der Cladophora crispata gehöre.[1] Steht das fest, so wird man annehmen dürfen — wenigstens bis zum Beweis des Gegenteils —,[1] daß alles was von Cladophoren frei vorkommt, auf festsitzende Formen zurückgehe. So wird es auch leicht erklärlich, daß nur die letzteren reichlich Zoosporen bilden, die schwimmenden ihrer ganz oder fast ganz entbehren. Das alles gilt m. E. auch für die Aegagropilen. Manche Autoren erklären diese für eine besondere Gattung, das scheint mir aber nicht angängig, es sind nur Wuchsformen, deren Zugehörigkeit zu anderen Arten noch nicht feststeht, obwohl Namen genug vorhanden.

Lorenz, Kjellman, Brand, Acton u. a. studierten sie. Es handelt sich um Algen, die in größeren Landseen in Nord und Süd gefunden wurden. Sie treten auf teils in gerundeten Ballen, teils in Rasen usw. Über erstere soll in Bd. III gesprochen werden. Die Rasen, Polster usw. wachsen meistens recht tief am Grunde von Seen, festgeheftet auf leblosem Substrat, sie mögen $^1/_2$—1 cm dick sein. Zusammengesetzt sind sie aus unzähligen cladophoraähnlichen Zweigen, welche, annähernd vertikal, dicht nebeneinander stehen, im übrigen aber voneinander ganz unabhängig sind. Das schließt die Anwesenheit von mehr oder minder zahlreichen, horizontal liegenden Individuen, die zwischen den vertikalen hindurchkriechen, nicht aus. Wird schon dadurch ein Zusammenhalt des ganzen Rasens bedingt, so wird dieser noch verstärkt durch Rhizoiden, welche, von beliebigen Zellen ausgehend, die Zweige durchwuchern und sich wohl auch durch Krallen auf ihnen festklammern. Rhizoiden befestigen auch die Pflänzchen auf dem Substrat. Die einzelnen Zweige und Zweigsysteme sterben wie die Moosrasen am Grunde ab, während sie sich an der Spitze verzweigen. So findet eine Vermehrung der Individuen statt und gleichzeitig eine Vergrößerung des Rasens. Einzelne Zweige geben losgelöst neuen Rasen den Ursprung; dabei kann die ganze Polarität nach Brand umgekehrt werden, indem Rhizoiden aus den Spitzenzellen der Äste hervorgehen.

Die oben erwähnten Flocken, Watten usw. pflegen in toto zu überwintern, wenn auch manche Äste dabei zu Grunde gehen (Brand), dasselbe gilt für die Rasen. Die Zellen der Zweige füllen sich mit Reservestoffen und erhalten derbe Membranen, im Frühjahr treiben die Äste an den Spitzen aus. Kjellman findet bei der von ihm untersuchten Art Basalkörper, d. h. dickwandige inhaltsreiche Zellen, welche dann Zweige nach aufwärts entsenden. Das sind wohl überwinternde Einzelzellen, die man vielleicht mit den Akineten auf eine Stufe stellen darf. Actons Angaben stimmen damit überein. Dieselbe Verfasserin beschreibt noch eine andere Art von Ruhezellen, die soweit man sehen kann, Aplanosporen darstellen.

Der Zellenbau der Cladophoraceen ist einigermaßen bekannt; speziell Cladophora wurde oft herangezogen, wenn es allgemeine Fragen zu lösen galt (Schmitz, Strasburger). In den Zellen schließt ein mäßig dicker Plasma-Belag eine oft riesige Vakuole ein. Im ersteren liegen zu äußerst die Chromatophoren. Bei Chaetomorpha, Urospora (Fig. 225, *3*), Rhizoclonium und manchen Cladophora-Arten stellen sie einen einzigen, von zahlreichen Netzmaschen durchbohrten Körper (Hohlzylinder) dar, in den Pyrenoide recht regelmäßig eingelagert sind. In anderen Fällen — und solche haben besonders Schmitz und Carter beschrieben — gehen grüne Stränge von dem wandständigen Zylinder aus, um den ganzen Hohlraum der Zelle zu durchsetzen. Sie anastomosieren vielfach miteinander und führen auch Pyrenoide. Eine und dieselbe Art zeigt in Abhängigkeit von der Ernährung bald nur das wandständige Chromatophor, bald daneben das innere Netzwerk. Nach Schmitz — Carter erwähnt das nicht — besteht bei gewissen Cladophora-Arten Neigung zum Zerfall in kleinere Stücke. Diese behalten aber ihre Netzanordnung bei (vgl. auch Kap. Chromatophoren).

Die Rhizoclonien wie auch gewisse Acrosiphonien haben einen oder nur wenige Kerne in ihren Zellen (Gay, Wille, Brand, Carter). Dasselbe würde nach Brand für sehr zarte Cladophora-Formen gelten. Im allgemeinen aber ist Cladophora typisch vielkernig, wie Schmitz zuerst erkannte.

Die Kerne sind ebenso regelmäßig wie die Pyrenoide über die Zellen verteilt, doch stehen sie meist an Zahl hinter diesen zurück. Sie liegen in einer anderen Schicht des Plasmawandbelages, d. h. etwas weiter nach innen als die Chromatophoren.

Nach Carter werden sie oft in besonderer Weise von den Chlorophyllkörpern umschlossen. Die Teilungen verlaufen nach Strasburger, Němec und Carter normal mitotisch. Letzterer erwähnt einige Modifikationen. Davon in Bd. III.

Der Größe der Zellen entsprechend ist ihre Membran ziemlich dick und derb. Legen wir Brands Angaben zugrunde, so hätten wir eine Cuticula-ähnliche Schicht, welche die ganzen Fäden überzieht, unter dieser läge die äußere Schicht, welche mehrere Zellen umgibt, dann folgt die innere, welche jeweils einen Protoplasten einhüllt. Jede Schicht baut sich aus zahlreichen Lamellen auf, unter diesen tritt eine wohl colloidale Lage unmittelbar unter der Cuticula auf. Letztere kann gelegentlich abgesprengt werden. In den einzelnen Lamellen kommen noch meist schräge Streifungen zum Vorschein, die nach Brand auf einer Faserung beruhen sollen. Faltungen usw. sind auch nicht ausgeschlossen (Correns). Solche zeigt gelegentlich die ganze Innenschicht (Brand). Wo Außen- und Innenschicht aneinander grenzen, zeigen sich zumal an den Querwänden und an deren Übergang in die Längswände (Fig. 223, *4*, *5*) stark gefaltete Lamellen. Rosenvinge wie Nordhausen suchen diese zu erklären aus Verschiebungen

der inneren Membranschicht ja der ganzen Zellen in dem äußeren, feststehenden Membranzylinder. Brand aber leugnet das. Ein derartiges Gleiten finde nicht statt, Er denkt wohl eher an besondere Quellungsvorgänge.

Die Bildung neuer Zellwände steht nicht in direkter Abhängigkeit von der Kernteilung, es geht der Wandbildung höchstens ganz allgemein eine Vermehrung der Kerne voraus. Schon Mohls Schüler Winter beschrieb den Vorgang bei Cladophora im wesentlichen richtig, und seither ist er mehrfach, zuletzt von Strasburger, Berthold, Brand u. a. studiert worden.

Bei Beginn der Zellteilung tritt ein farbloser Ring inmitten der Zelle auf, der farbige Wandbelag zieht sich hier zurück. Woraus er besteht, ist nicht ganz klar. In ihm differenziert sich ein zunächst wulstförmiger Zellulosering, der sich nun abflacht und in Form eines Diaphragmas ganz ähnlich wie bei Spirogyra den Plasmaschlauch ein- und durchschnürt (Fig. 224). Schon zeitig tritt nach Brand in dem Ring bezw. in dem Diaphragma eine Spaltung auf (Fig. 224, *4*), welche sich in dem Maße nach innen erweitert, als das Diaphragma sich schließt. So erhält die Querwand gleich zwei Schichten. Wenn man berücksichtigt, daß nach der oben gegebenen Darstellung jeder Protoplast von einer besonderen Innenschicht umgeben ist, so fragt man unwillkürlich, ob die Dinge hier ähnlich liegen wie bei Oedogonien. Die Frage scheint mir nicht ganz geklärt zu sein.



Fig. 224. *1* Zellteilung von *Cladophora glomerata* n. Thuret. *2* Dasselbe n. Strasburger. *3—4* Beginn der Wandbildung bei *Cladophora* n. Brand.

So Cladophora; die anderen Gattungen dürften sich ähnlich verhalten. Bei Rhizoclonium geht nach Gay die Wandbildung so langsam vor sich, daß man oft mehrere Zellen unvollständig getrennt nebeneinander findet.

Die Verankerung der Fäden auf dem Substrat erfolgt am einfachsten bei Chaetomorpha dadurch, daß die basale Zelle, welche recht lang und fast farblos ist, unten zu krallenähnlichen Fortsätzen auswächst (Fig. 225, *1*). Die Anheftung wird verstärkt, indem die über dem Rhizoid gelegene Zelle nach unten in dieses hineinwächst, dasselbe völlig durchdringt und nun auch an das Substrat gelangt. Der Prozeß kann sich wiederholen (Fig. 225, *2*). Bei Urospora wachsen die Verstärkungsrhizoiden nicht im Lumen der primären Haftzelle entlang, sondern in deren Wandung, welche gespalten wird und wohl auch verschleimt.

Kleineren Cladophoren, z. B. Reinkes Cl. pygmaea, genügt die krallenartige Verbreiterung ihrer farblosen Basalzelle zur Festheftung, größere Arten aber verstärken diesen Apparat durch Fäden, welche aus Haupt- und Seitenästen (Fig. 226, *1*, *4*) hervorbrechen und an den älteren Teilen abwärts wachsen. Diese Hyphen (Verstärkungshyphen) pflegen am basalen Ende

einer Gliederzelle des Fadens zu entstehen; sie sind meistens dickwandig und zeigen dazu in der Regel einen geschlängelten Verlauf (s. a. BRAND).

Erwähnung verdienen weiter Haftorgane, welche wohl LORENZ zuerst an Aegagropila entdeckte; später haben WITTROCK, MOEBIUS, BRAND u. a. sie für Acrosiphonia und Pitophora angegeben. Es handelt sich um kürzere oder längere Seitenäste, deren Endzelle sich bei Berührung mit einem festen Körper zu einer Kralle umbildet (Fig. 226, *2*).

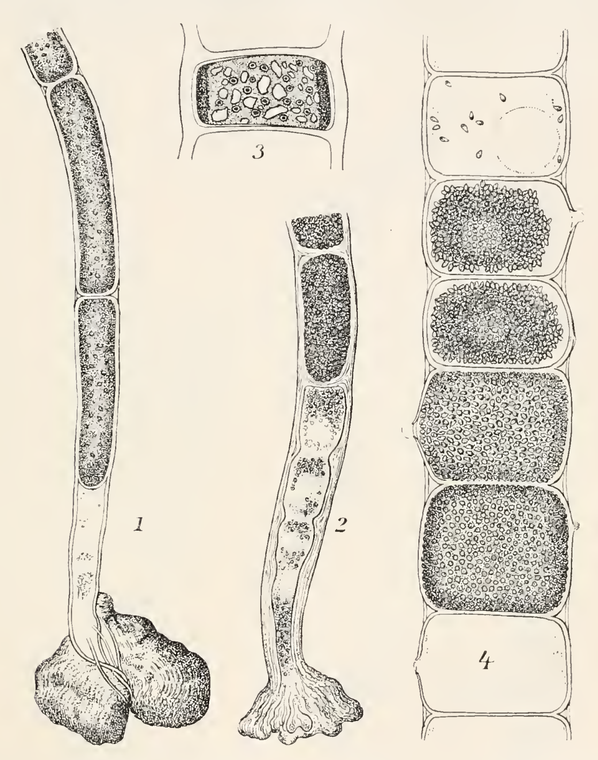


Fig. 225 n. ROSENVINGE u. THURET. *1 Chaetomorpha aerea*, Basalteil einer jungen Pflanze. *2* dieselbe, ältere Pflanze; mehrere Gliederzellen sind sukzessive basalwärts zu Rhizoiden ausgewachsen. *3* Zelle von *Urospora* mit Netzchromatophor. *4 Chaetomorpha aerea.* Stück eines Zoosporen bildenden Fadens.

Für die ungeschlechtliche Fortpflanzung sind in der behandelten Familie mancherlei Vorkehrungen getroffen.

Man kann zunächst von Rhizombildungen reden. Wenn die Hyphen von Acrosiphonia das Substrat berühren, gehen sie häufig Teilungen ein, welche zu einem parenchymatischen Gewebe führen (Fig. 226, *3*), das einer Sohle nicht unähnlich sieht. Cladophora glomerata und Cl. fracta verhalten sich nach GAY ganz ähnlich, doch verzweigen sich hier die fraglichen Gebilde auch noch. In allen diesen Organen häuft sich dann Reservesubstanz

an, und wenn die übrigen Teile der Algen in ungünstigen Zeiten absterben, bleiben die „Rhizome“ am Leben. Sie können durch Kalkinkrustationen noch weiter geschützt werden. Unter günstigen Bedingungen tritt aus ihnen eine Anzahl neuer vertikaler Sprosse hervor, welche zu normalen Pflanzen auswachsen (Fig. 226, *4*). Gay weist darauf hin, daß dieser Modus der Überwinterung für viele Cladophoreen der übliche ist; nur einige leben anders; so überdauert z. B. Cl. lanosa mit Hilfe von Fäden, welche während des Winters im Gewebe von Polyides und anderen Wirten vegetieren.



Fig. 226. *1 Cladophora ophiophila*, abwärts wachsende Hyphen (*h*) bildend n. Wille. *2 Pitophora affinis*; krallenbildende Zweige n. Moebius. *3 Acrosiphonia vernalis*; Hyphen, welche Reservestoff führende Scheiben (Rhizome) bilden n. Kjellman. *4 Cladophora glomerata*, keimendes „Rhizom“ (*rh*) n. Gay.

Die flottierenden Sprosse der Sect. Eucladophora, der des Rhizoclonium, Chaetomorpha usw. können aber auch zur Bildung von Dauerorganen herangezogen werden. In diesen füllen sich teils einzelne Zellen, teils ganze Zweige mit Reservestoffen; die Kerne wandern in die Mitte jeder Zelle, die Membranen werden derb. Nach der üblichen Ausdrucksweise sind das Akineten, und diese können nach kürzerer oder längerer Ruhe keimen, indem

sie direkt zu neuen Zellen auswachsen; doch wird auch angegeben, daß sie Schwärmer bilden; die Sache ist noch nicht ganz zu übersehen.

Über Aegagropila wurde schon berichtet (S. 350).

Besonders eigenartig verhält sich nun die Gattung Pitophora, die ihrem Wachstum nach allerdings von Cladophora nur schwer zu trennen sein dürfte. WITTROCK hat sie genauer studiert. Die fast nur in den Tropen vorkommenden Formen bilden zunächst Akineten, wie Cladophora (Fig. 227, *3*), und diese keimen, indem sie seitlich Sprosse treiben, wohl meistens dort, wo schon ein Ast an der Mutterpflanze angelegt war. (227, *3*).

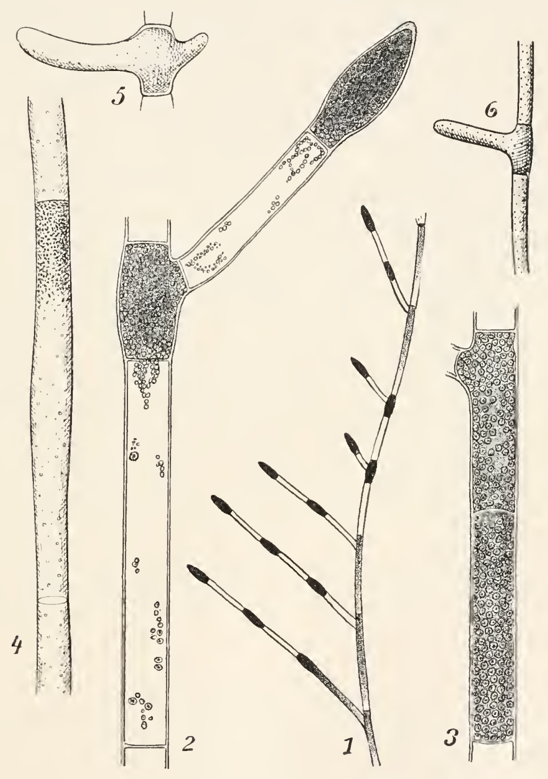


Fig. 227. *1—3 Pitophora kewensis* n. WITTROCK. *1* Sproßstück. *2* besondere Dauerzellen. *3* Akineten. *4—6 P. sumatrana* n. ERNST. *4* Beginn der Akinetenbildung. *5* u. *6* deren Keimung.

Daneben entwickelt Pitophora etwas andere Gebilde. Ein großer Teil des Inhaltes wandert nach dem Oberende der Glieder- oder der Endzellen (227, *4*) und wird dann durch eine Querwand abgegliedert. So resultieren inhaltsarme, meist längere, und inhaltsreiche, oft kürzere Zellen (Fig. 227, *1*, *2*), die bis viel- oder mehrkernig sind. Die untere Restzelle bleibt ent-

wicklungsfähig, sie kann noch einmal nach oben eine inhaltsreiche Zelle abgliedern. Daß man die mit Inhalt vollgestopften Organe Akineten nennen kann, braucht kaum gesagt zu werden. Da Zoosporen bei Pitophora nicht zur Beobachtung kamen, möchte ERNST die fraglichen Gebilde den Aplanosporen der Vaucheria morphologisch und physiologisch gleich setzen. Man könnte aber vielleicht auch an die Cysten von Protosiphon, Botrydium u. a. denken. Diese Akineten treiben oft schon seitliche Äste, wenn sie sich noch im Fadenverbande befinden; auch nach der Loslösung und längerer Ruhe, treten aus ihnen seitlich Fäden hervor (Fig. 227, *5*, *6*), wie ERNST entgegen älteren Angaben betont (s. a. P. van OYE.) Die Dauerzellen bilden sich nach ERNST in nährstoffarmen Medien, Verdunkelung fördert sie bedeutend.

Zoosporen fehlen, wie schon erwähnt, bei Pitophora, Aegagropila u. a., d. h. bei den etwas abnormen Arten, bezw. Unterarten und Varietäten. Bei den übrigen Vertretern der Familie, z. B. bei Chaetomorpha (THURET) ist jede Zelle des Thallus zu deren Bildung befähigt (Fig. 225, *4*), bei Cladophora werden die äußersten Verzweigungen bevorzugt (Fig. 223).

Die zur Schwärmerbildung führenden inneren Vorgänge finden an anderer Stelle Besprechung. Die Zoosporen treten durch eine meist seitlich liegende, scharf umschriebene Öffnung aus den Behältern aus, die in ihrer Form von anderen Thalluszellen kaum abweichen. Sie haben bei Chaetomorpha, Urospora und Cladophora vier Wimpern, nur für Clad. glomerata gibt STRASBURGER deren zwei an. Nach WILLE wären bei einigen Cladophora und Rhizoclonium Arten ungleiche Geißeln gegeben, eine größere ist nach vorn, eine kleinere seitwärts gerichtet. Die Schwärmer haben die übliche Birnform, nur bei Urospora ist das Hinterende spitz ausgezogen, das Vorderende verbreitert, der Querschnitt vierseitig.

Gameten sind für Chaetomorpha durch ROSENVINGE, für Cladophora (sericea, arcta) durch ARESCHOUG bekannt geworden. Sie gleichen in Bau und Entstehung den Zoosporen, haben aber nur zwei Geißeln. Größendifferenzen sind nicht vorhanden; Kopulation normal.

Urospora Wormskioldii hat nach WILLE große weibliche und kleine, fast farblose männliche Gameten.

Die Zygote von Cladophora keimt sofort, die von Urospora geht in ein Ruhestadium über.

Im übrigen kamen die Sexualvorgänge bei den Cladophoren recht selten zur Beobachtung, gewisse Erscheinungen deuten darauf hin, daß noch manches aufzuklären ist, z. B. die Frage, ob nicht auch Mikrozoosporen vorkommen.

2. Siphonocladiaceae.

Die Vertreter dieser Gruppe bewohnen wärmere und wärmste Meere, ein Grund, weshalb sie erst in jüngster Zeit, zumal durch BÖRGESEN besser bekannt geworden sind, wenngleich bereits SCHMITZ u. a. wertvolle Daten geliefert hatten.

Am Anfang der Reihe steht wohl zweifellos Cladophoropsis Börgesen, die auch den Übergang von Cladophora vermitteln dürfte. Die Pflanze bildet Polster oder auch freirollende Ballen. Aus ersteren kann man Pflanzen lösen, wie sie in Fig. 228 wiedergegeben sind. An der Unterlage mit Rhizoiden befestigt, erhebt sich von ihr eine lange, ungegliederte Zelle, welche auf der Spitze ein mehr oder weniger reich verzweigtes Astbüschel trägt. Die Zweige werden nicht durch eine Querwand vom Muttersproß abgegliedert, sie wachsen an der Spitze. Auffallend sind

die Zellteilungen. Der Inhalt einer Zelle zerfällt simultan in mehrere Portionen (Fig. 228, *2*). Diese runden sich zunächst stark ab, und ziehen sich von einander zurück, später aber (Fig. 228, *3*) pressen sie sich gegeneinander und bilden dann erst feste Wände aus. Das erinnert an Vaucheria (s. unten). Unter weniger günstigen Bedingungen ballt sich das Plasma in einer Zelle zu Kugeln, welche sich (unabhängig von der Mutterzellwand) mit Membran umgeben und später zu Ästen usw. auswachsen können. Ob man sie als Aplanosporen bezeichnen dürfe, wie gelegentlich geschehen, ist mir zweifelhaft.

Die Rhizoiden sind stark gelappte Zellen, welche an der Basis der Pflanze naturgemäß reichlich auftreten, es können aber auch in den oberen Regionen der Pflanze Haftorgane gleicher Art erscheinen, die dann einen Zweig mit dem anderen verketten.

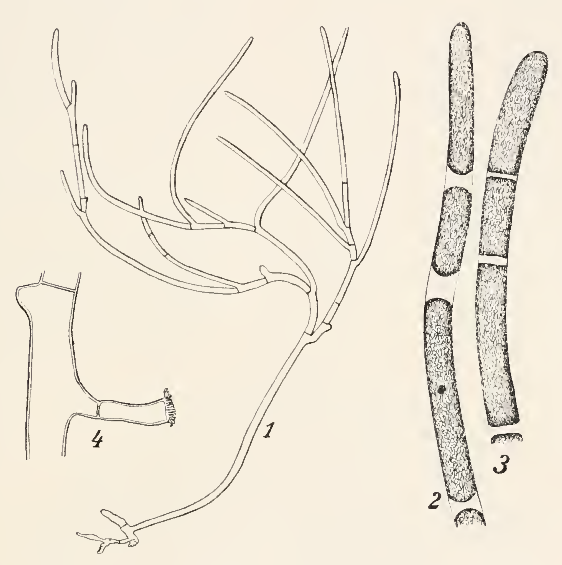
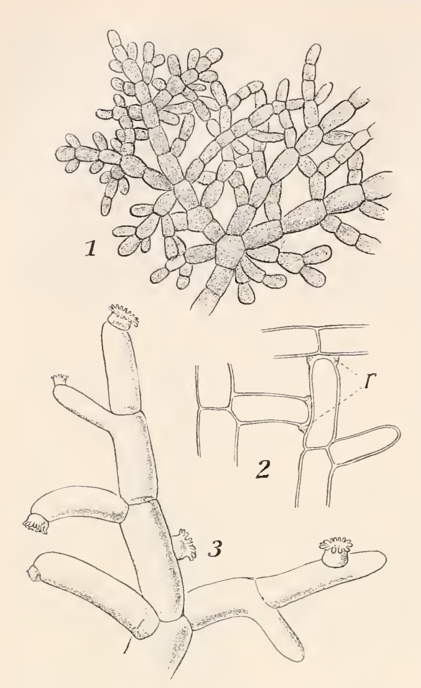


Fig. 228. *Cladophoropsis* n. BÖRGESEN. *1* ganze Pflanze. *2*, *3* Zellteilungen. *4* Hafter.

In Übereinstimmung mit BÖRGESEN glaube ich, daß Boodlea (MURRAY) sich hier anschließe. Die Hauptachsen sind nach oben hin weit reicher, oft wirtelig usw. verzweigt. Die zahlreichen Äste vereinigen sich nach allen Richtungen hin zu einem schwammigen Netzwerk. Die Verkettung wird durch die Zweigspitzen mit Hilfe besonderer Hafter vollzogen, welche denen von Cladophoropsis ähneln und denen der Struvea, die wir unten behandeln, fast gleichen (Fig. 229, *3*).

Microdictyon (Fig. 229, *1*), schon von MONTAGNE, GRAY u. a. beschrieben, neuerdings von BITTER bearbeitet, stellt ein flaches Netzlein von einigen Zentimetern Durchmesser dar, dessen Maschen von grünen, vielkernigen Zellen begrenzt werden. Dasselbe entseht wiederum durch Verkettung von Zweigen, welche im allgemeinen in einer Ebene liegen. Die jüngsten Aeste wachsen annähernd senkrecht auf ältere Sposse zu, flachen



ihre Spitze bei der Berührung mit diesen ab und bilden einen Verdickungsring (Fig. 229, *2r*), der die ungleichnamigen Teile fest verkittet.

Die wachsenden Zweigspitzen erreichen die gegenüberliegenden Sprossen mit großer Sicherheit, BITTER vermutet Chemotropismus. Freilich treten, zumal am Rande des Ganzen, freie Fäden auf, die auch aus der Verzweigungsebene herausfallen. Das führt zu BERTHOLDS Microdictyon Spongiola hinüber, bei welcher die Zweigsysteme nicht in einer Ebene liegen, und diese wieder erinnert an Boodlea. Rhizidophyllum ist ebenfalls ganz ähnlich.

Den Siphonocladiaceen mag man auch Anadyomene (DERBÈS und SOLIER) zuzählen,

Fig. 229. *1 Microdictyon Montagneanum* GRAY n. MONTAGNE (Engl.-Pr.), Stück des Thallusrandes. *2* dasselbe n. BITTER, Verkettung der Zweige durch einen Zellulosering (*r*). *3 Boodlea*, Zweig mit Haftern n. MURRAY.



Fig. 230. *Anadyomene flabellata*. Orig.

wenn auch manche Fragen z. B. die der Zellteilung und Zellverkettung noch nicht ganz gelöst sind.

Diese Alge stellt (Fig. 230) ziemlich derbe Blättchen von oft einigen Zentimetern Höhe dar, welche mit kurzem basalen Stiele dem Substrat aufsitzen. Ein Blick auf unsere Figur lehrt, daß die Fläche des Thallus aus äußerst reich verzweigten, monosiphonen Fadensystemen aufgebaut ist. Soweit sie die Fäden niederer Ordnung zusammensetzen, sind sie ziemlich lang, oft gedunsen, an den Gliedern höherer Ordnung aber bleiben sie ganz kurz, oft fast würfelförmig (Fig. 230). Indem nun die Zweiglein des gleichen



Fig. 231 n. Schmitz u. Börgesen. *1 Siphonocladus pusillus. 2—6 Siph. tropicus.* *2* junge, *3* ältere Pflanze. *4* Sporangium. *5* u. *6* Zellbildung.

Astes alle dicht und lückenlos aneinanderschließen und zugleich sich mit ihren Spitzen gegen die korrespondierenden Zellen des Nachbarastes pressen, entsteht eine kompakte Scheibe, die auch einheitlich am Rande wächst.

Die älteren Teile werden meistens durch Wurzelfäden überdeckt (berindet), welche an den langen Zellen abwärts wachsen. Außerdem ergibt sich aus Agardhs u. a. Angaben, daß auch die kleineren (jüngeren) Zellen senkrecht zur Thallusfläche austreiben und eine mehr oder weniger vollkommene Berindung dadurch herbeiführen, daß jene Ausstülpungen sich seitlich berühren.

Wir greifen auf Cladophoropsis zurück und schließen an diese Gattung eine Anzahl von Formen, welche sich durch eine besonders große primäre

Zelle auszeichnen. Bei obiger Gattung fällt ja bereits (Fig. 228) der ungeteilte aufrechte Hauptspross in die Augen.

Siphonocladus (SCHMITZ, BÖRGESEN u. a.) entwickelt in seiner Jugend einen aufrechten, nicht zellulären Schlauch, der 1 mm Dicke und 2—3 cm Länge erreichen kann (Fig. 231, *2*, *1*). Er sitzt mit einem System quergeteilter Rhizoiden fest, die ihrerseits sekundäre Schläuche über das Substrat emportreiben und damit größere Gruppen solcher bilden können. Die Rhizoiden können Stärke u. a. speichern. Auf einer gewissen Altersstufe beginnt das Plasma, das bis dahin das Innere der Keule in mäßig dicker Schicht auskleidete, sich in größere und kleinere Ballen zu sondern, die sich unter Abrundung oft ziemlich weit voneinander trennen (Fig. 231, *5*). Später freilich rücken diese Massen wieder gegeneinander vor, platten sich gegenseitig ab (Fig. 231, *6*), und dann erst werden Häute gebildet. So erhält jede der eben entstandenen Zellen ihre eigene Membran, welche die Wand der Mutterzelle zwar teilweise berührt, aber doch ganz unabhängig von dieser ist. Zweige werden gebildet, indem die kleinen Zellen nach auswärts Fortsätze treiben. Diese müssen die Wand der alten Schlauchzelle durchbrechen, verlängern sich erheblich und verzweigen sich in der geschilderten Weise aufs Neue. So entstehen dann Formen, wie die in Fig. 231, *3*. Die Zweige können aber unter wiederholter Verzweigung sehr lang werden und sich dann zu Polstern, Ballen usw. verschlingen [1]).

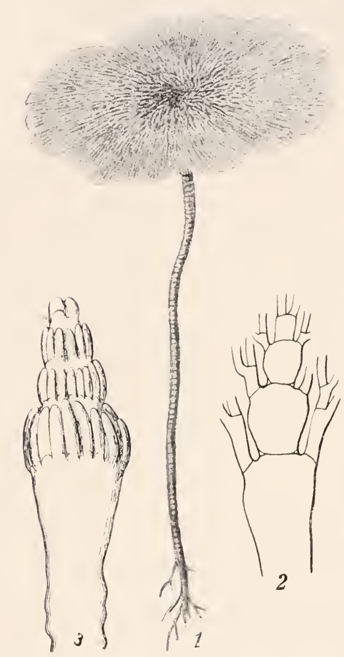


Fig. 232. *Chamaedoris Peniculum* n. BÖRGESEN. *1* ganze Pflanze. *2* u. *3* Scheitel junger Pflanzen.

Chamaedoris Peniculum hat in der Jugend auch die keulenförmigen, aufrechten Zellen, in diesen sammelt sich oben die Hauptmasse des Plasmas, teilt sich in der eben geschilderten Weise in einige übereinander liegende Zellen, und dann gehen aus diesen (Fig. 232, *2*, *3*) Wirbel von reich verzweigten Ästen hervor, die untereinander durch Hafter verkettet werden. So entsteht der in Fig. 232, *1* wiedergegebene Wuchs. Der Hauptstamm fällt durch die Querrunzeln auf, die durch besondere Membranstrukturen bedingt sind.

Noch interessanter scheint mir Struvea zu sein (BÖRGESEN u. a.) In und auf dem Substrat kriechen Rhizoiden, besser vielleicht Rhizome, von welchen sich (Fig. 233, *1*) wieder die bekannten Keulen erheben. Sie haben Querrunzeln wie Chamaedoris, welche sich später noch vermehren, wenn aus dem Stiel ein einem Blatte täuschend ähnlich sehendes Gebilde hervorgeht (Fig. 233, *2*, *3*). Dieses entsteht dadurch, daß der Stiel sich an

1) Nahe verwandt dürfte HOWES Petrosiphon sein.

seinem Scheitelende verlängert; dabei wird er in dieser Region in regelmäßige Zellen zerlegt, ja es entsteht eine Scheitelzelle, welche weiteres Längenwachstum einleitet. Die Gliederzellen der Hauptachse entsenden dann genau fiederförmig gestellte Seitensprosse und diese verzweigen sich ihrerseits nochmals wieder in derselben Ebene wie die Muttersprosse (Fig. 233, *2*, *3*). Die letzten Auszweigungen greifen (Fig. 233, *4*) kreuzweise übereinander. Das Ganze aber gewinnt Halt und wird zu einer einheitlichen Spreite durch Verankerung dieser kleinsten Äste auf den älteren, wie bei manchen der vorerwähnten Gattungen (Fig. 233, *5*, *6*)). Ein Zweig,

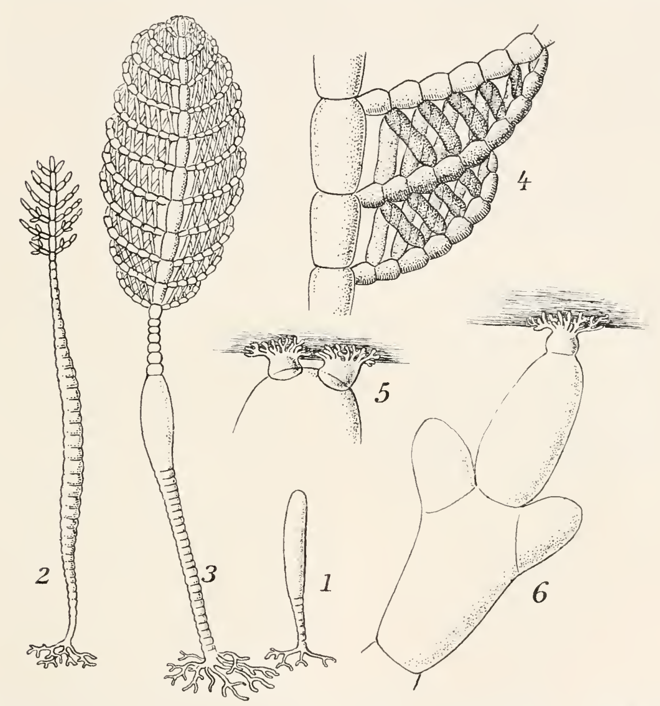


Fig. 233. *Struvea* n. Murray u. Boodle. *1* Stiel, noch „einzellig". *2*, *3* Verzweigung und „Spreiten"-Bildung. *4* Stück einer Spreite, um die übereinander greifenden Fiederäste zu zeigen. *5*, *6* Hafter.

welcher einen anderen berührt, gliedert eine bis zwei kurze Zellen ab, und zarte Fortsätze dieser letzteren umwachsen den fremden Ast. Reizwirkungen wird man natürlich auch hier vermuten. Stiel und Hauptstamm der meisten Struvea-Arten sind unverzweigt, Struvea ramosa aber verzweigt sich einige Male vor Bildung der „Spreite".

Die von Areschoug zuerst, später von Hauck, Murray und Boodle beschriebene Spongocladia stellt reich verzweigte Fäden dar, welche sich mehr oder weniger stark verfilzen. Diese Fäden sind oft auf lange Strecken

querwandlos, erinnern im übrigen sehr an Cladophora; deshalb war man stets geneigt, sie in deren Verwandtschaft zu stellen. Allein die Alge lebt symbiotisch mit einen Schwamm (Halichondria) und dürfte durch diese Lebensweise ziemlich arg entstellt sein. WEBER VAN BOSSE behauptet denn auch, daß die Spongocladia eine modifizierte Struvea ist. Man vergleiche den Abschnitt Symbiose.

Der Zellenbau aller vorerwähnten Gattungen stimmt im wesentlichen mit dem großzelliger Cladophoren überein. Die Chromatophoren sind zu einem Maschenwerk vereinigt, fast jedes besitzt ein Pyrenoid, die Kerne sind zahlreich in jeder Zelle und in gleichen Abständen voneinander angeordnet.

Als Fortpflanzungsorgane sind bei den meisten Gattungen Zoosporen bekannt. Die Zellen kürzerer oder längerer Seitenzweige bilden sich zu Zoosporangien um. Dabei treten Plasmaverschiebungen und Ansammlungen auf, etwa wie bei Bryopsis. Die Zoosporen werden aus einer oder (bei Siphonocladus) aus mehreren seitlichen Öffnungen der Zellhaut entlassen (BÖRGESEN). Fig. 231, *4*.

3. Valoniaceae.

Als den einfachsten Vertreter der Familie möchte ich Ernodesmis verticillata ansprechen, die BÖRGESEN noch zu den Siphonocladiaceen zählt. Meines Erachtens kann die Frage nur sein, ob sie das Endglied der einen oder der Anfang der anderen Reihe sei. Ein keulenförmiger Hauptsproß, der mit Rhizoiden am Substrat befestigt ist, trägt (Fig. 234, *1*) auf seinem Scheitel einen Astwirtel, der sich nochmals in gleicher Weise verzweigen kann. Jede Keule stellt eine große Zelle dar. Die Zweigbildung beginnt damit, daß sich am Scheitel des relativen Hauptastes reichlich Protoplasma mit Kernen, Chromatophoren usw. sammelt. Die ganze Masse wird durch eine, wohl gekrümmte Wand von der Hauptzelle abgeschnitten und nun wächst die so entstandene Zelle nach auswärts zur neuen Keule heran. Diese entstehen am Scheitel jeweils sukzedan. An der Basis der Äste brechen oft Hafter hervor, welche dieselben auf der Mutterzelle verankern (Fig. 234, *2*).

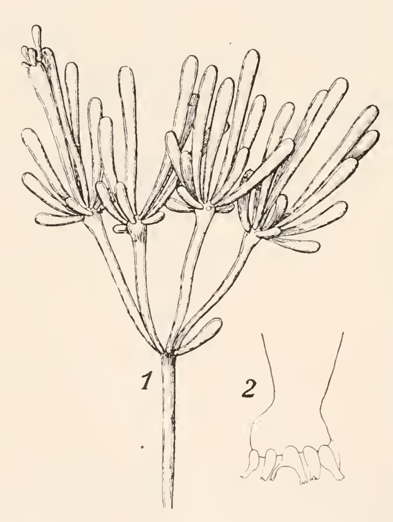


Fig. 234. *Ernodesmis verticillata* n. BÖRGESEN. *1* ganze Pflanze. *2* Unterende einer Zelle mit Haftern.

Die Hauptvertreterin unserer Familie ist aber die Gattung Valonia.

Durch ihre 1—2 cm hohen und bisweilen fast ebenso breiten blasenartigen „Zellen", welche mit eigenartigem, etwas irisierendem Glanze bald in scheinbar ungeordneten Klumpen, bald in Form sauberer Palissaden aus den wärmeren Meeren zum Vorschein kommen (Fig. 234), ist sie längst berühmt geworden. Eine zusammenfassende Darstellung der Arten gab AGARDH. FAMINTZIN, SCHMITZ, KUCKUCK u. a. berichteten mehr oder weniger eingehend über dieselben.

Ein Bild des Aufbaues gibt zunächst die Zeichnung, welche SCHMITZ (Fig. 235, *4*) entwarf. An typischen, unbeeinflußten Exemplaren erhebt sich von der Unterlage eine keulig-blasige Zelle. Diese führt eine riesige Vakuole und einen mäßig dicken plasmatischen Wandbelag. Nach Ansammlung der nötigen Plasmamassen werden aus der großen Zelle durch uhrglasförmige Wände *(u)* Zellen herausgeschnitten, die den Namen „Rand"-, „Pflaster"- usw. Zellen erhalten haben. Es gibt deren zwei Formen, größere die besonders in den oberen, kleinere die vorzugsweise in den unteren

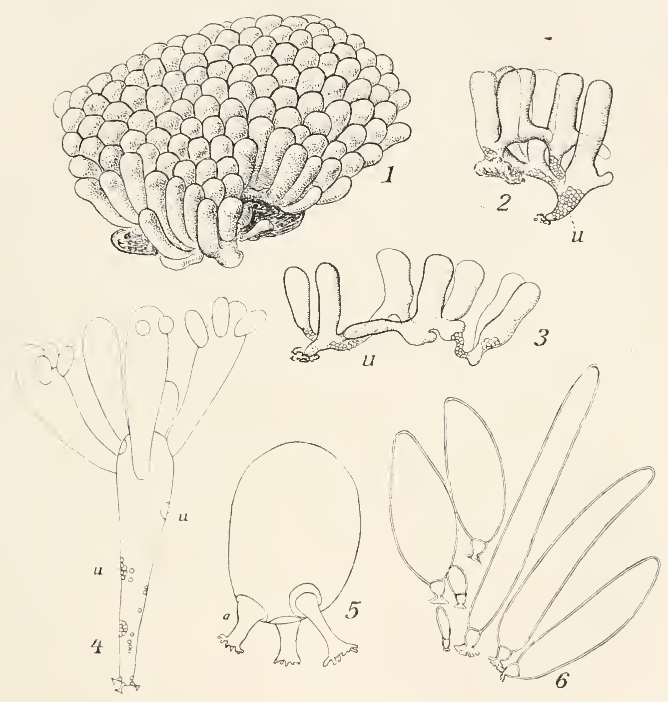


Fig. 235. *1—3 Valonia utricularis.* Orig. Brandungsform. *1* Polster. *2, 3* verzweigte Zellen mit palissadenartigen Enden. *4 Valonia utricularis* n. SCHMITZ. *5 Valonia ventricosa* n. BÖRGESEN. *6 Valonia macrophysa*, Keimpflanzen n. KUCKUCK. *u* durch „Uhrglaswände" abgeschnittene Randzellen.

Regionen der Pflanze entstehen. Doch können aus den großen auch kleine Uhrglaszellen herausgeschnitten werden. Fig. 235, *4* deutet die Verteilung an und es ist leicht zu erkennen, daß aus den großen Randzellen neue blasenförmige Zellen — Zweige — hervorgehen, die der Mutterzelle in allem, auch in der Fähigkeit, neue Zellen zu bilden, gleichen. Das geschieht besonders am Oberende der Blasen. An deren Unterende wachsen die kleinen Randzellen zu meist ziemlich kurzen, gelappten, aber einzelligen Haftorganen aus. Beide Arten von Randzellen werden niemals in ihrer Gesamtheit weiter entwickelt, im Gegenteil recht viele ruhen nach ihrer Abtrennung von der

großen Zelle und bilden oft dicht gedrängt eine Art Schuppenpanzer um die Mutterzelle (Fig. 235, *2*, *u*).

In dieser Art der Ausbildung zeigen sich erhebliche Ähnlichkeiten mit Ernodesmis, und auf Cladophora weisen die Keimlinge hin (Fig. 235, 6). Diese sind zunächst einzellig, gliedern aber dann an der Basis durch eine Querwand ein Haftorgan ab. Die weitere Entwicklung ist nicht bekannt, aber unschwer vorstellbar.

Die äußere Erscheinung der Valonien freilich, die wir an irgend einer Stelle aus der See heraufholen, ist oft eine von vorstehendem Schema recht abweichende. Sehr weitgehend nähern sich ihnen noch Formen der Valonia Aegagropila. Aus den auf dem Strande rollenden Kugeln dieser Art isolierte Kuckuck Sproßsysteme, die der Fig. 235, *4* weitgehend gleichen auch von Val. utricularis und Val. macrophysa kann man ähnliches erhalten, aber unter abweichenden Lebenslagen entstehen abweichende Formen; z. B. ist die in Fig. 235, *1—3* wiedergegebene Valonia utricularis nach Kuckuck eine Brandungsform. Randzellen werden mit Vorliebe in den mittleren und unteren Regionen der Keulen gebildet. Diese entsenden auf kurze Strecken horizontal kriechende Sprosse, die sich am Scheitel aufrichten, mit anderen zusammenschließen und so das abgebildete Polster herstellen. Andere Bedingungen schaffen andere Gestalten (s. Kuckuck). Valonia macrophysa kann ebenfalls dem obigen Typus sehr nahe kommen, gewöhnlich aber schwellen Haupt- und Nebensprosse gleichmäßig kugelig auf und bilden so ein Konglomerat von Blasen, das nicht immer leicht zu entziffern ist. Valonia ventricosa bildet (Börgesen, Kuckuck u. a.) eine einzige, mindestens taubeneigroße Zelle, die an der Basis mit zahlreichen Haftern versehen ist. Sie entspringen aus kleinen Uhrglaszellen, große Gebilde dieser Art entstehen nur wenige, die Verzweigung scheint ganz unterdrückt zu sein. Jugendstadien sehen aus wie Fig. 235, *5* und in diesen mag man eine erhebliche Ähnlichkeit mit den Keimlingen der Valonia macrophysa erkennen.

Die Zellen der Valoniaceen kann man unschwer als außerordentlich vergrößerte Cladophora-Zellen ansprechen. In dem Wandbelag sind die zahlreichen Kerne in gleichen Abständen verteilt, weiter gegen die Zellhaut hin liegen die Chromatophoren. Es sind das Plättchen, welche unregelmäßig kantig umrissen, durch Plasmastränge zu einem Netzwerk vereinigt werden. Pyrenoide liegen inmitten der Platten, doch sind diese nicht alle bei allen Formen mit solchen versehen.

Infolge mechanischer und anderer Eingriffe ballt sich der Inhalt der Valoniazellen zu mehr oder weniger großen Kugeln, welche sich abrunden. Sobald darin nur ein oder einige Kerne vorhanden sind, umgeben sich diese Körper mit Membran und wachsen eventuell zu neuen Pflanzen aus. Wille spricht auch hier von einer Aplanosporenbildung. Ich meinerseits glaube, es liegt nur eine Regenerationserscheinung vor. Über solche, die auch in verschiedener anderer Form bei Valonien beobachtet wird, soll in einem besonderen Abschnitte später berichtet werden.

Als Fortpflanzungsorgane sind Zoosporen bekannt, ein Sexualakt ist nicht beobachtet worden.

Famintzin sah, daß (im April-Mai bei Antibes) in blasigen Zellen von Val. utricularis das Plasma die grobnetzige Anordnung zeigt, die auch für Bryopsis charakteristisch ist (S. 404, Fig. 262, *1*, *g*). Das Plasmanetz wird später in Zoosporenmassen umgebildet, welche durch zahlreiche an verschiedenen Stellen der Membran gebildete Öffnungen ausschlüpfen. Kuckuck fand bei Valonia macrophysa im wesentlichen das Gleiche, und Börgesen findet keine wesentlichen Abweichungen von diesem Typus bei Ernodesmis.

Die Zoosporen der Val. macrophysa besitzen mehrere Chromatophoren und einen gut entwickelten Augenfleck an einem derselben.

Als Valonia wurde oft eine Art bezeichnet, die MURRAY, KUCKUCK u. a. Halicystis ovalis nennen. Sie stellt eine einzige ovale Zelle dar, welche mit einem Fortsatz von unregelmäßigen Umrissen in die Krusten von Lithothamnion eingesenkt ist (Fig. 236, *1*). Dieser Wurzelfortsatz enthält Reservestoffe, im Winter stirbt die „oberirdische" Blase ab, die Alge erhält sich durch das eingesenkte Rhizom und treibt aus diesem jeweils eine neue Blase.

Zwecks Bildung von Zoosporen sammelt sich am Scheitel (Fig. 236, *2*) Plasma mit Kernen in dichter Masse. In diesem differenzieren sich die Schwärmer und treten dann durch eine oder mehrere Öffnungen am Scheitel aus. Merkwürdigerweise wird das Zoosporen bildende Protoplasma nicht durch eine Wand

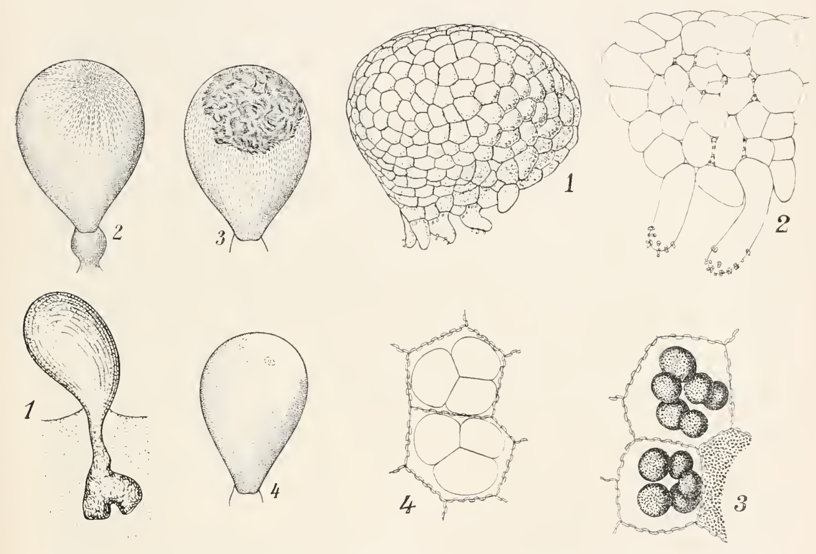


Fig. 236. *Halicystis ovalis* n. KUCKUCK. *1* ganze Pflanze. *2—4* Sporenbildung.

Fig. 237. *Dictyosphaeria* n. BÖRGESEN. *1* Pflanze von außen. *2* im Längsschnitt. *3* u. *4* Zellteilungen.

oder irgend etwas ähnliches von der übrigen Zelle abgegrenzt. Und wenn die Zoosporen entleert sind, findet sich dort, wo sie entstanden ein fast leerer Raum, (Fig. 236, *4*). Nur wenig Plasma ist übrig geblieben, und in jenen wandert nun aus dem übrigen Teil der Zelle neue lebende Substanz mit Chromatophoren und Kernen ein. Diese können dann erneut zur Zoosporenbildung schreiten. Die Öffnungen in der Haut werden vor resp. nach jedem derartigen Akt wieder geschlossen. Ein Augenfleck wurde an den im übrigen normal gebauten Zoosporen nicht gefunden; sie haben vier Geißeln. Genau so wie die Zoosporen entstehen auch Schwärmer mit zwei Geißeln. Weit kleiner als die Zoosporen darf man sie schon als Gameten ansprechen, obwohl der Sexualakt nicht wahrgenommen werden konnte.

Wie soll man Halicystis beurteilen? Kuckuck möchte eine zu nahe Verwandtschaft mit Valonia kaum anerkennen. Ich glaube es läßt sich aber doch manches dafür anführen. Für mich beginnt die Reihe der Siphonocladiales mit den Cladophoraceen. Ich nehme an, daß die Zahl der Zellen im Laufe der Entwicklung vermindert, deren Umfang vergrößert wurde. So kommen die normalen Valonien zustande. Bei diesen wurde die Zahl der Uhrglaszellen und damit die der Äste immer mehr reduziert (Val. ventricosa). Endlich unterblieb die Zweigbildung ganz und die Zoosporen-Bildung wurde an die Stellen zurückverlegt, an welchen sonst Randzellen entstanden. Eine Abgliederung durch feste Wände unterblieb. — Freilich sind andere Deutungen möglich; und natürlich mag man auch an Protosiphon, Botrydium usw. denken. Tut man das, so muß man die ganze Reihe der Siphonocladiales anders aufbauen. Ich kann mich dazu nicht verstehen.

Die eigenartige Dictyosphaeria wurde früher durch Murray (Schmitz) und Crosby, neuerdings durch Weber van Bosse, Arnoldi und besonders durch Börgesen beschrieben. Die ungefähr kugeligen Körper der D. van Bosseae, D. Versluysi u. a. bestehen aus großen blasigen Zellen (Fig. 237, *1*), welche zu einem festen Gewebe zusammenschließen. Die Blasen sind (Fig. 237, *2 h*) durch Hafter miteinander verkettet, welche ähnlich entstehen wie die von Valonia, sie sind nur kleiner, dafür aber um so zahlreicher. Sie können die ganzen Zellen umsäumen soweit solche an andere anstoßen. Gegen die Unterlage werden Fortsätze entsandt, welche ebenfalls mit Haftern versehen sind. Die Teilungen erinnern an die von Siphonocladus u. a. Das Plasma zerfällt (Fig. 237, *3*) unter starker Kontraktion in eine Anzahl von Ballen, diese dehnen sich später, flachen sich gegeneinander ab und bilden, nachdem sie sich mit Haut umgeben haben, die polyedrischen Zellen, welche in allen Bildern so charakteristisch hervortreten. Gemäß ihrer Entstehung haben die jungen Zellen weder untereinander noch mit der Mutterzelle einen organischen Zusammenhang. Ein solcher wird dann durch die Hafter sekundär hergestellt.

Bei der am längsten bekannten Art, D. favulosa sind die jugendlichen Pflanzen fest wie bei den anderen Arten. Später erscheinen Hohlkugeln, dadurch, daß nur die peripheren Zellen Teilungen erfahren, die mittleren werden zerrissen.

Der Zellinhalt gleicht im Wesentlichen dem von Valonia. Bei einigen Arten ragen seltsame Stacheln oder Leisten in den Hohlraum der Zelle von der Wand aus hinein.

Da schon bei Valonia Hafter vorkommen, welche benachbarte Zellen miteinander verketten, ist man geneigt, die Verwandtschaft mit dieser anzuerkennen, trotz der etwas abweichenden Art der Zellbildung. Die Fortpflanzungserscheinungen sind im übrigen ähnlich. Auch bei Dictyosphaeria haben Börgesen und Arnoldi Zoosporenbildung wahrgenommen unter den gleichen Formalitäten wie bei Valonia. Es scheinen beliebige Zellen dazu verwandt zu werden. Ausgeschlossen ist nicht, daß auch einzelne Zellen bald nach der Teilung sich aus dem Verbande lösen und neu auswachsen.

4. Dasycladaceae.

Wir behandeln:

a) **Dasycladeae:** Sporangien endständig an den Seitenachsen 1. Ordnung, meist kugelig. Dasycladus, Neomeris, Cymopolia;

b) **Bornetelleae:** Sporangien an den primären Seitenachsen seitenständig. Botryophora, Bornetella;

c) **Fossile Siphoneae verticillatae:** Sporangien in den Hauptachsen oder in den primären Seitenachsen;

d) **Acetabularieae:** Sporangien stark verlängert, meist zu Schirmen mehr weniger fest vereinigt, einem charakteristischen Basalstück ansitzend. Halicoryne, Polyphysa, Chalmasia, Acetabularia.

Die Dasycladaceae sind in den wärmeren Meeren fast über den ganzen Erdball verbreitet. Dasycladus clavaeformis und Acetabularia gehören dem Mittelmeer in erster Linie an. Cymopolia wächst an den Kanaren und im mexikanischen Golf, Neomeris findet sich in Madagaskar und Westindien, Bornetella in Australien, Ostindien usw.

Dasycladus und Acetabularia wachsen bei Neapel und ähnlich auch wohl an anderen Orten in ruhigen Buchten, meist in geringer Tiefe (bis zu wenigen Metern), nur gelegentlich steigen sie weiter hinab. Sie bewohnen feste und lose liegende Steine in dichten Herden (Fig. 238). Die schwach verkalkte Neomeris dumetosa scheint ähnliche Standorte zu haben, dagegen sind wohl Neomeris annulata (stark verkalkt) und Cymopolia barbata auf Korallenriffen oder an Felsen mehr den Wogen und dem Wechsel der Gezeiten ausgesetzt. Sie sind auch derber gebaut als die übrigen, welche Brandung kaum aushalten würden, z. B. Acetabularia mediterranea wird man sich in den Wellen kaum vorstellen können.

Schon die Verkalkung vieler Teile läßt die Dasycladeen für eine Aufbewahrung im fossilen Zustande prädestiniert erscheinen. Dazu kommt, daß diese sehr gesellig wachsenden Pflanzen, event. in größerer Zahl losgerissen, am flachen Strande zusammengespült werden konnten und nun durch Kalkmassen im großen verkittet wurden. Tatsächlich gibt es ja eine Anzahl von Gesteinen, welche fast nur aus Dasycladeenresten bestehen, Einzelheiten hierüber sehe man bei Solms, Seward, Steinmann, Pia u. a. nach.

Während unsere Kenntnisse über die Fortpflanzungserscheinungen der Dasycladaceen noch nicht übermäßig befriedigende sind, haben uns die Arbeiten von Agardh, Cramer, Church, Nägeli, de Bary, Solms, Steinmann und Woronin, neuerdings von Arnoldi, Börgesen, Howe Aufschlüsse über den vegetativen Aufbau verschafft, die eine wesentliche Lücke kaum noch erkennen lassen.

Die Zellen der Dasycladaceen dürften ungefähr so gebaut sein wie diejenigen der Siphonocladiaceen. Genauere Angaben über Kerne, Chromatophoren usw. fehlen indes. Leitgeb hat im Inhalte der Vakuolen Inulin nachgewiesen (darüber siehe an anderem Orte). Dasycladus clavaeformis entläßt bei Verwundung einen gelben bis braunen Farbstoff, welcher meergrün fluoresziert. Die Lösung, welche ihn enthält, gibt mit Eisenchlorid eine starke Reaktion. Demnach ist „Gerbsäure" sicher vorhanden (Noll), ob in Verbindung mit dem Farbstoff oder isoliert, läßt sich natürlich nicht sagen. Der Gerbstoff dürfte Schutzmittel sein — ich sah niemals Tierfraß an den Dasycladen.

a) Dasycladeae.

Dasycladus clavaeformis (Fig. 238) besitzt den in Fig. 239, *1* u. *2* wiedergegebenen Habitus. Die unverzweigte, bis 5 cm lange Hauptachse (Stamm) endigt basalwärts mit reich verzweigten Rhizoiden, welche nicht durch Querwände abgegliedert sind. Über diesen bleibt ein kurzes Stück derselben astfrei (Fig. 239, *1*, *2*) und nun folgt in Etagen übereinander eine große Zahl von Wirtelästen, deren sparrige Verzweigungen derart ineinan-

der greifen, daß äußerlich das Aussehen eines wurmförmigen Schwammes oder einer Bürste resultiert.

Die Zahl der primären Äste mag in einem Wirtel jeweils 10—15 betragen. Die Wirtel alternieren miteinander und Noll macht mit Rücksicht auf Schwendeners Blattstellungslehre darauf aufmerksam, das die sukzessiven Quirle an dem konisch gerundeten Scheitel der Stammzelle ohne Kontakt entstehen.



Fig. 238. *Dasycladus clavaeformis.* Kolonie von Pflänzchen auf einem alten Ziegel von Pozzuoli. Orig.

Die primären Wirteläste verzweigen sich ihrerseits (Fig. 239, *3*) wiederum (meist dreimal) wirtelig. Gewöhnlich kommen je vier Glieder zum Vorschein. Die letzten Glieder sind kurz, sie enden mit einer ziemlich scharfen Spitze.

Der Stamm weist keine Querwände auf, dagegen sind alle Quirläste gegen ihn, wie gegeneinander durch Zellwände abgegrenzt (Fig. 239, *3*).

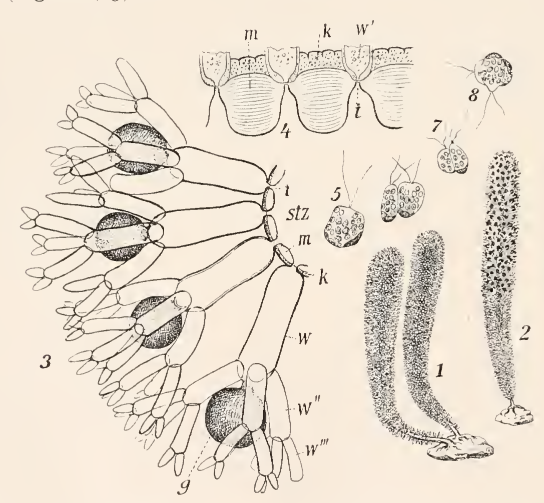


Fig. 239. *Dasycladus clavaeformis.* *1*, *2* Habitusbilder steriler und fertiler Pflanzen. (Nat. Größe.) *3* Stück eines Zweigwirtels. *stz* Stammzelle. *w*, *w''*, *w'''* Wirteläste verschiedener Ordnung. *g* Gametangium. *4* Querschnitt durch die Wand der Stammzelle. *w'* Wirtelast 1. Ordnung. *m* und *k* Wandung innen (*m*) aus Zellulose, außen (*k*) aus Kalk bestehend. *t* Tüpfelkanal. *5*—*8* Gameten und deren Kopulation. *4* n. Nägeli, das Übrige Orig.

Die Membranen der Wirtelastzellen sind schon ziemlich dick, ganz auffallend ist aber die Wandverdickung an der Hauptachse. Auf dem Querschnitt erscheinen starke und regelmäßige Schichtungen (*m* Fig. 239, *4*),

und NÄGELI, der wohl zuerst den Aufbau unserer Pflanze richtig wiedergab, weist eine beachtenswerte Kalkeinlagerung in den äußersten Wandlagen nach (*k* Fig. 239, *4*). Anders ausgedrückt, ist ein Kalkmantel vorhanden; dieser aber ist an den Stellen unterbrochen, an welchen Quirläste der Hauptachse inseriert sind. An solchen Stellen kommt es dann zur Ausbildung von besonderen Tüpfeln. Es handelt sich gleichsam um umgekehrte Hoftüpfel. Von dem Innenraum der großen axilen Zelle führt ein Kanal trichterig gegen die Schließhaut (bei *t* Fig. 239, *3*), und von dieser aus findet ebenfalls nach auswärts eine Erweiterung des Tüpfelkanals statt (gegen *w'* Fig. 239, *4*).

Gelangt die Pflanze, deren vegetativen Bau wir soeben schilderten, zur Reife, so wölbt sich die Spitze eines primären Seitenastes vor, schwillt weiterhin zu einer Kugel von bedeutender Größe (Fig. 239, *3 g*) an und gliedert sich schließlich durch eine Querwand ab. Alle Baustoffe, zum Teil auch die Chromatophoren und Kerne sind vorher aus Haupt- und Nebenästen in die Kugeln ausgewandert, deshalb erscheinen diese intensiv grün, alles übrige sieht gelbgrau, fahl aus. Jetzt sieht man auch leicht (Fig. 239, *2*), daß $^1/_3$—$^1/_2$ der Quirle unten steril bleibt. Die Kugeln sind Gametangien; das zeigen wir unten.

Neomeris ist mit Kalk inkrustiert, das verleiht ihr ein etwas anderes Aussehen, aber im Grunde ist der Bau der gleiche wie bei Dasycladus. Das gibt sich besonders am Scheitel zu erkennen (Fig. 240, *1*), hier stehen die Wirteläste dicht gedrängt wie bei der eben genannten Gattung, sie endigen aber mit langen zarten Haaren. Solche werden getragen von den Wirtelästen zweiter Ordnung, und diese fallen schon zeitig durch keulige Verdickung auf. Diese Schwellung nimmt an älteren Teilen zu, während die Haarverzweigungen abfallen, und bald resultieren (Fig. 240, *1*, *b*) kopfige Erweiterungen, Blasen, welche sich vermöge ihres Turgors scharf aneinander pressen. So führt die Entwicklung zu einem Scheinparenchym, das von der Fläche betrachtet aus sehr regelmäßigen, sechsseitigen Zellen zusammengesetzt erscheint. Man redet hier ganz zweckmäßig von Facetten. Daß sich in diesen letzteren das Chlorophyll sammelt, ist fast selbstverständlich.

Den Zusammenhang von Neomeris mit Dasycladus bestätigen auch die Befunde von CRAMER, CHURCH, HOWE an Keimpflanzen der ersteren. An solchen erscheinen zuerst weit entfernte Quirle dünner, verzweigter Äste, dann, an etwas älteren Stufen, schwellen die Zweige erster Ordnung blasig (Fig. 243,) an und können sich sogar unregelmäßig aneinander legen. Später werden die Blasen von Ästen zweiter Ordnung gebildet und endlich, wenn dies geschehen, kann die Bidung von Gametangien erfolgen, welche äußerlich denen von Dasycladus gleichen (Fig. 240, *2*) und wie diese als Ausstülpungen auf dem Scheitel der Zweige erster Ordnung entstehen. Auch hier bleibt die untere Hälfte der Pflanze steril und die alleruntersten Quirle erscheinen meist rudimentär.

Neomeris weist nun aber eine charakteristische Verkalkung an verschiedenen Stellen auf. Zunächst bildet sich rings um das Ganze ein äußerer Kalkmantel, indem sich unmittelbar an den Facetten (*f* Fig.240, *2*) Kalk (*k'*) ablagert. Die nach außen gekehrten Facettenwände bleiben frei, die Kalkkruste bildet sich an den einwärts gekehrten Blasenteilen (*k'*). So wird die Assimilation in den peripheren Blasen nicht gehemmt, andererseits aber eine zusammenhängende Kalklage von mäßiger Dicke geschaffen, welche nur die Facettenstiele passieren. Letztere bleiben kalkfrei, dagegen werden wieder die primären Astglieder (*k'''* Fig. 240, *2*) röhrig umhüllt und ganz besonders starke Kalkmäntel pflegen die Gametangien zu erhalten (*k''*). Die Ablager-

ungen an jenen Stellen gehen, nicht bei Neomeris annulata, wohl aber bei anderen Arten, so weit, daß alle Gametangien, welche dem gleichen Quirl angehören, durch Kalkmassen seitlich verkittet werden. Sie erscheinen so zu einem Ringe vereinigt, und dieser wird frei nach dem Absterben der Pflanze und der Zerstörung der unverkalkten Membranen. Auf Grund derselben Prozesse wird natürlich auch der äußere Kalkmantel (*k'*) isoliert, ebenso die weiter innen gelegenen Inkrustationen. Welche Form diesen dann zukommen muß, lehrt eine einfache Überlegung.

Wie schon angedeutet, sind die Inkrustationen nicht bei allen Arten gleich (s. a. ARNOLDI). Dieserhalb sei auf die Literatur verwiesen; dagegen mögen die Mantelbildungen erwähnt sein, welche CRAMER für den Neomeris-Scheitel beschreibt. Vom Scheitel der wachsenden Sprosse heben sich periodisch Schleimkappen ab; die unteren von diesen verkalken.

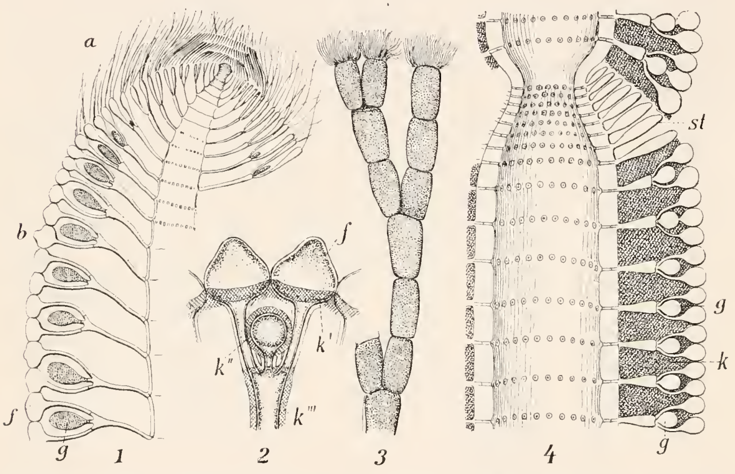


Fig. 240. *Neomeris Kelleri*; Oberende der Pflanze n. CRAMER. *2 Neomeris dumetosa*; partiell verkalkter Wirtelast n. CHURCH. *3 Cymopolia barbata.* Orig. (etwas vergrößert) *4* dieselbe im Längsschnitt n. SOLMS. *f Facetten.* *k* verkalkte Teile. *g* Gametangien. *st* sterile Äste.

Cymopolia (Fig. 240, *3*, *4*) gleicht in ihren Jugendstadien der Neomeris, zeichnet sich aber im Alter durch einen gegabelten Hauptstamm und durch Gliederung der verkalkten Sprosse aus.

Der Aufbau der Einzelglieder harmoniert mit demjenigen von Neomeris, nur die Verkalkung ist eine andere. Alle Seitenglieder erster und zweiter Ordnung bilden zwischen sich (durch Membranverschleimung?) eine zusammenhängende Gallertmasse. In diese wird Kalk eingelagert und so erscheinen alle Seitenzweige vom Stamme her bis an die Spitzen in einen dicken Kalkmantel eingehüllt, aus welchem nur die Scheitel der Facettenblasen herausragen (Fig. 240, *3*). Nach dem Absterben und Wegfaulen der organischen Teile resultieren dann isolierte Kalkzylinderchen, welche von Poren annähernd senkrecht zur Oberfläche durchsetzt sind. Die Anordnung der Poren läßt noch deutlich die Stellung der Wirteläste erkennen.

Nach Ausbildung einer größeren Anzahl fertiler Sprößchen erscheinen periodisch an der Hauptachse sterile (*st* Fig. 240, *4*) Zweiglein. Diese verkalken nicht und dadurch entstehen in Verbindung mit einer lokalen Verengerung der Hauptachse die Gelenke, welche der Pflanze im Wasser die fast unerläßliche Beweglichkeit sichern.

Zu gewissen Zeiten sind die Scheitel der jüngsten Cymopoliaglieder gekrönt von einem Schopf langer, grüner Fäden (Fig. 240, *3*), Diese dienen offenbar der Assimilation, im übrigen stellen sie nichts anderes dar als die Enden der sterilen Wirtel (*st* Fig. 240, *4*), welche den Abschluß eines Gliedes bilden. Wenn letztere infolge der Neubildung eines Gliedes zwischen die verkalkten Massen eingeklemmt werden, gehen ihre grünen Haarspitzen verloren.

Cymopolien und Neomeris-Arten als solche kommen im fossilen Zustande vor; dazu wird noch eine Anzahl Genera gefunden, welche sich hier mehr oder weniger leicht anschließen dürften. Sie hier zu behandeln, fehlt es an Platz und hinreichender Kenntnis meinerseits. Ich verweise auf Solms, Seward, Steinmann, Morellet u. a.

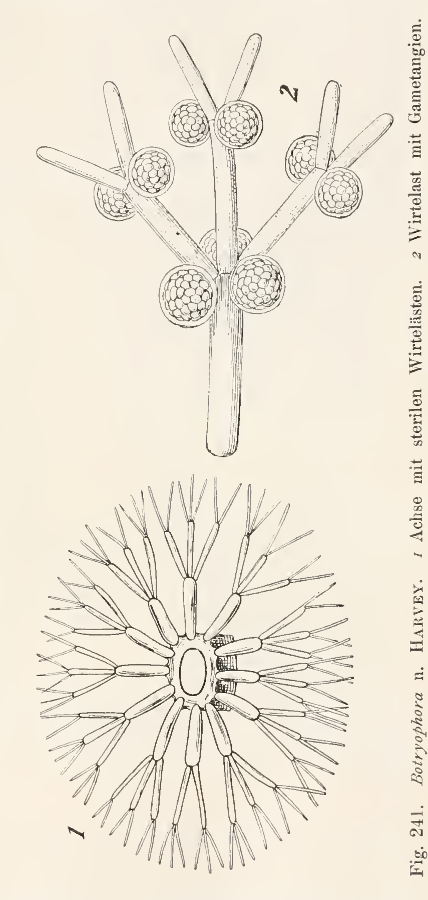


Fig. 241. *Botryophora* n. Harvey. *1* Achse mit sterilen Wirtelästen. *2* Wirtelast mit Gametangien.

b) Bornetelleae.

Die unverkalkte Gattung Batophora (Botryophora) könnte man noch zu den Dasycladeen rechnen, denn sie hat den gleichen Wuchs wie diese (Fig. 241, *1*), aber die Gametangien sind anders orientiert und deshalb mag sie den Bornetellen zugezählt werden. Die Fortpflanzungsorgane sitzen nämlich nicht terminal, sondern (Fig. 241, *2*) seitlich am Oberende der primären und sekundären Seitensprosse; ob man sie als modifizierte Wirteläste betrachten dürfe, ist mir zweifelhaft (Cramer, Pia).

Bornetella kann man als eine Batophora ansehen, bei welcher die Auszweigungen der Wirteläste zu Facetten geworden sind. Es sind die Äste zweiter Ordnung, welche aufschwellen und zusammenschließen. Die Gametangien (Fig. 242, *sp*) stehen seitlich in größerer Zahl und unregelmäßiger Anordnung an den primären Wirtelzellen. Bei Bornetella

vereinigen sich an erwachsenen Pflanzen die Wirteläste auch über dem Scheitel zu einer dichten und ziemlich festen Decke (Fig. 242). Diese wird, wie der ganze aus Facetten gebildete Mantel, durch Kalkeinlagerungen ausgesteift, welche zwar ungefähr die Lage haben wie der äußere Kalkmantel von Neomeris aber doch ganz anders entstehen. Die Facettenschläuche nämlich erhalten in ihren radial gerichteten Wänden einen auffallenden Verdickungsring, welcher weit in das Lumen der Zellen hineinragt, stark geschichtet und überhaupt eigenartig gebaut erscheint (Arnoldi) (Fig 242). Er besteht aus zelluloseähnlicher Substanz, gibt aber keine Färbung mit Chlorzinkjod usw. Die Verdickungsringe benachbarter Facettenschläuche entsprechen sich genau, und wenn sie nun alle gleichmäßig verkalken, entsteht ein höchst regelmäßiges Gitterwerk, das wohl als Schutz und Aussteifung des Ganzen zu dienen vermag. Auch sonst sind noch eigenartige Membranstrukturen zu verzeichnen, bezüglich derer ich auf Solms verweise.

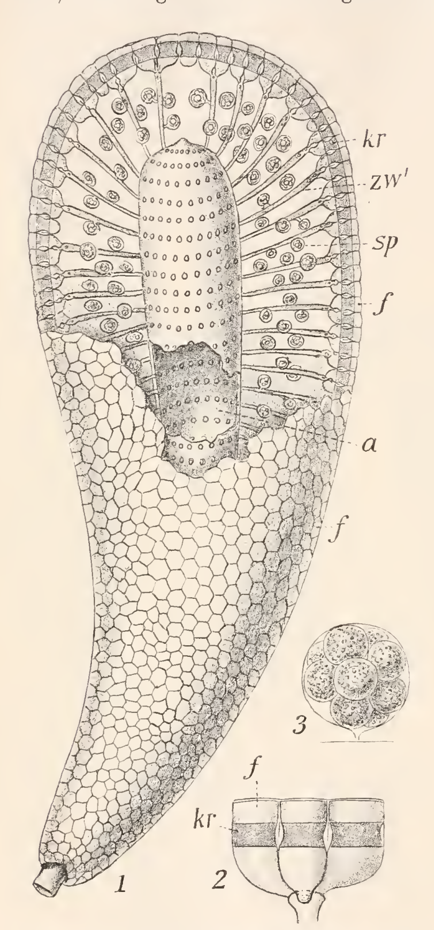


Fig. 242. *Bornetella* n. Solms u. Cramer. *1* ganze Pflanze; teils von außen, teils von innen gesehen. *a* Achse. *zw'* Zweige 1. Ordn. *f* Facettenschläuche. *kr* Kalkring darin. *sp* „Sporangien". *2* Facettenschläuche (*f*) isoliert. *kr* Kalkring. *3* Sporangium resp. Gametangium.

An jungen Pflanzen fehlt der feste Kalkpanzer über dem Scheitel, bei ihnen dürfte das Wachstum im wesentlichen so verlaufen wie bei Neomeris (vgl. Arnoldi, dessen Angaben im einzelnen mir freilich nicht ganz klar sind).

c) Fossile Verticillatae.

Pia hat in dankenswerter Weise die fossilen Siphoneae verticillatae bearbeitet und zusammengestellt. Auch L. und J. Morellet gaben eine Darstellung der mit Cymopolia und Bornetella verwandten Typen.

Die ältesten Formen zeigen wie alle rezenten eine weite Achse, welche mit zahlreichen, meist kurzen Seitentrieben besetzt ist. Diese aber stehen bei manchen Gattungen nicht in wirteliger Ordnung, sondern regellos über die Hauptachse zerstreut — das mögen die allerältesten sein. Die Seiten-

triebe sind unverzweigt, an der Basis oder am Scheitel blasig aufgetrieben (Fig. 243 *3,4*). Die Paläontologen vermuten, daß alle diese Formen des Karbon und der Trias die Fortpflanzungsorgane in der Hauptachse bildeten und tatsächlich fand z. B. Pia bei Diplospora (Fig. 243 *3*) Gebilde, die kaum anders denn als Zysten gedeutet werden können.

Aus dem Jura wurden dann Formen durch Steinmann u. a. beschrieben, unter denen Triploporella wohl für den Botaniker das meiste Interesse hat. Die Seitenachsen sind hier verzweigt (Fig. 243 *2*), das basale Glied derselben aber schwillt schlauchartig an, wenigstens in den oberen Teilen der Pflanze, die Schläuche berührten sich seitlich wie auch nach oben und unten, flachten sich ab und so stellte das Ganze ein zapfenartiges Gebilde dar.

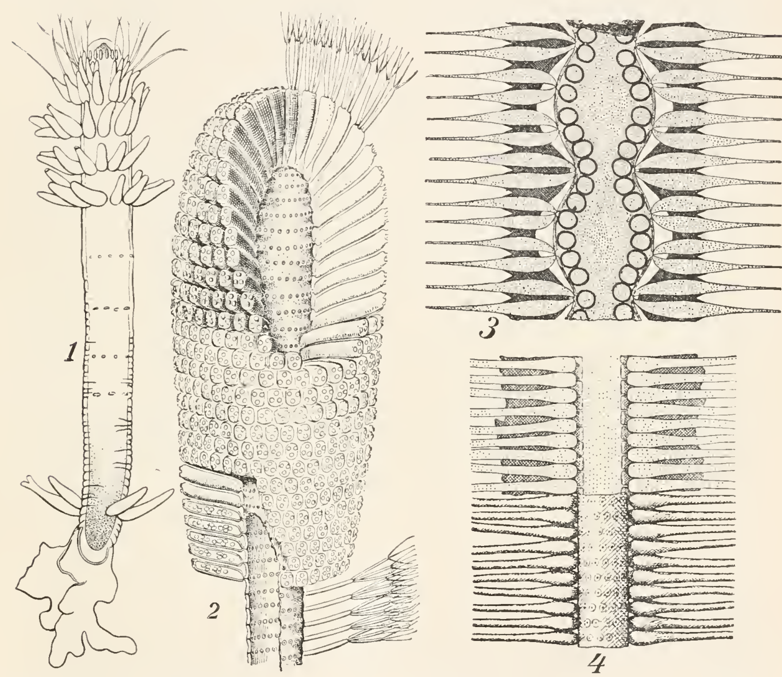


Fig. 243 n. Cramer, Steinmann u. Pia. *1* Keimpflanze von *Neomeris* n. d. Leben. *2* Rekonstruktion der *Triploporella*. *3* dasselbe von *Diplospora*. *4* dasselbe von *Oligoporella*.

Die auf den Schläuchen sitzenden feinen Auszweigungen waren wohl unverkalkt und hinfällig. Die schlauchigen Seitenglieder produzierten dann in ihrem Innern kugelige Gebilde, die man unbedenklich als Zysten auffassen kann (s. unten).

Erst in der Kreide beginnen die heute lebenden Gattungen (s. a. Morellet). In der Entwicklungsreihe der vertizillierten Formen tritt etwa das folgende charakteristisch hervor. Die anfänglich unregelmäßig gestellten

Seitenzweige erhalten später die wirtelige Anordnung; anfänglich unverzweigt werden sie im Lauf der Zeit zu reich und ganz gesetzmäßig verästelten Gebilden, damit im Zusammenhang steht die blasige Auftreibung jener Organe. Zunächst erscheinen die Seitenglieder erster Ordnung in irgendeiner Form aufgetrieben, später bilden die Zweige höherer Ordnung die Blasen, die dann zur Facettenrinde zusammenschließen. Die Fortpflanzungszellen entstehen zunächst im Hauptstamm, dann in den primären Seitenästen, endlich sind die Gametangien Gebilde sui generis, Ausstülpungen irgend eines Seitenzweigleins. Daß diese auf Pias Darlegungen gegründete Auffassung zutreffe, geht aus der schon oben erwähnten Ontogenie von Neomeris, die in Fig. 243 dargestellt ist, hervor. Besonders auffallend sind die blasigen Zweige erster Ordnung bei gewissen Jugendstufen, die stark an die fossile Oligoporella erinnern. Die jüngsten Keimlinge der Neomeris haben noch keine erweiterten Hauptachsen, sie weisen damit wohl auf die Cladophoreen und die einfachen Siphonocladiaceen hin.

d) Acetabularieae.

Die fertilen Quirle der Dasycladeen und Bornetelleen folgen in großer Zahl und in ununterbrochener Reihenfolge aufeinander, sterile gehen ihnen eventuell vorauf, können auch einmal (Cymopolia) in geringer Zahl eingeschaltet sein; das wird bei der ganzen Gruppe der Acetabularieen anders; hier wechseln bei den Anfangsgliedern der Reihe (Halicoryne) sterile und fertile Wirtel rasch miteinander und bei den Endgliedern wird gar nur ein einziger fertiler Quirl in ganz charakteristischer Weise herausgebildet.

Halicoryne (Fig. 244, *1*) stellen wir mit Solms an den Anfang. An der abwechselnd erweiterten und verengten Hauptachse lösen sich sterile und fertile Quirle regelmäßig ab. Die acht Glieder des sterilen Wirtels (*stw*) besitzen eine lange Basalzelle, welche auf ihrem Scheitel normale Haardolden trägt.

Die fertilen Wirtel (*fw* Fig. 244, *1*) sind 16zählig. Jedes Glied desselben besitzt ein großes schotenförmiges Gametangium (*g*), getragen von einer basalen Zelle, die meist erst kurz vor der definitiven Ausgestaltung durch eine Querwand abgetrennt wird. Die Basalzelle führt auf ihrer Oberseite Äste, welche denen der sterilen Wirtel entsprechen. Cramer sah solche gut entwickelt, Solms fand sie reduziert.

An Halicoryne schließt sich Polyphysa an, welche Solms als Untergattung zu Acetabularia gezogen hat. An dem bekannten vertikalen Stamm entwickeln sich zu unterst sterile Haarquirle in nennenswerter Zahl, dann aber schließt der Stamm ab mit einem Quirl von zirka 12 sackartig aufgeblasenen Gametangien. Gelegentlich kommen mehrere fertile Quirle übereinander vor (Fig. 244, *5*). Die Gametangien tragen an ihrer Basis eine mehr oder weniger starke, nach oben gerichtete Ausstülpung (Fig. 244, *5 c*), welche Haare oder doch mindestens entsprechende Körper bald in geringerer, bald in größerer Zahl trägt. Wir nennen diese Gebilde mit Solms Corona. Das Krönchen ist bei der in unserer Figur wiedergegebenen Spezies nur durch eine Einschnürung vom Sporangium getrennt, bei anderen Arten der Polyphysagruppe tritt statt deren eine Zellwand auf.

Die Gametangien der Polyphysa-Arten sind in der Jugend stets frei und unabhängig voneinander. Bei Pol. Peniculus bleibt dieser Zustand auch dauernd erhalten, bei anderen Arten aber werden die fertilen Wirtelstrahlen durch reichliche Kalkausscheidungen zu einer Scheibe verkittet; das erinnert an die Gametangienringe von Neomeris.

An Stelle solcher anorganischen Verkittung tritt nun bei der Gattung Acetabularia (im engeren Sinn) eine organische Verkettung der fertilen Strahlen zu einem Schirm. Dieselbe ist noch unvollständig in der von SOLMS als Sect. Acetabuloides bezeichneten Artengruppe, in welcher mir Acet. crenulata die interessanteste zu sein scheint. Sie erinnert nämlich

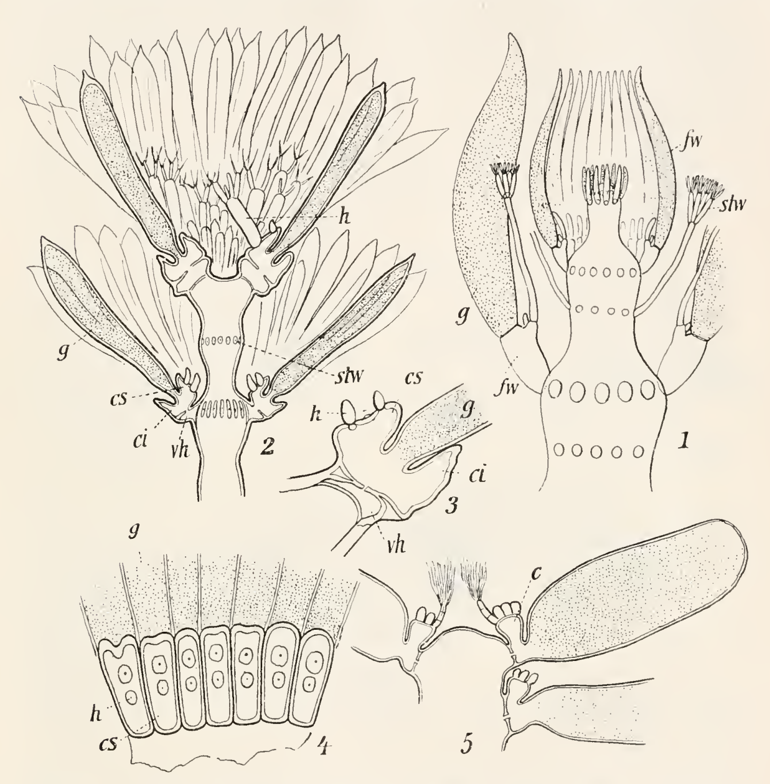


Fig. 244 n. SOLMS u. CRAMER. *1 Halicoryne*; oberer Teil des Sprosses. *2 Acetabularia crenulata*; desgl. *3* dieselbe; Basalstück eines fertilen Wirtelzweiges. *4* dieselbe; Stück des Scheitels resp. Schirmes von oben gesehen. *5 Acetabularia* (*Polyphysa*) *Moebii*; Oberende des Sprosses. *g* Gametangien. *cs* Corona superior. *ci* Corona inferior. *stw* sterile Wirtel. *fw* fertile Wirtel. *h* „Haare“. *vh* Vorhof.

durch ihre sterilen Zweigwirtel (*stw* Fig. 244, *2*), welche zwischen die fertilen eingeschaltet sind, an Halicoryne; ein Unterschied aber von allen bislang erwähnten Formen besteht darin, daß die fertilen Strahlen, wenigstens an ihrer Basis, wie schon oben angedeutet, wirklich verwachsen sind. Das Krönchen (Corona) ist stark entwickelt, es läßt eine Unterscheidung in Corona superior (*cs* Fig. 244, *2*, *3*) und Cor. inferior (*ci*) zu. Die Oberkrone trägt in dem obersten fertilen Wirtel reichverzweigte Astbüschel (Haare, *h*), in den unteren nur Rudimente derselben (Fig. 244, *2*).

Beide Coronae greifen auf die Basis des Gametangiums hinüber, sodaß dieses in die ersteren gleichsam eingeklemmt erscheint (Fig. 244, *3*). Betrachtet man nun einen fertilen Wirtel von oben (Fig. 244, *4*), so gewährt das Oberkrönchen den Eindruck eines Zellenkranzes (*cs* Fig. 244, *4*), welcher den Gametangien (*g*) aufliegt. Auf ihm erkennt man die Narben der Haare (*h*).

Eine kleine Besonderheit sind noch die Vorhöfe (*vh* Fig. 244, *2*, *3*) oder Vestibula. Dort nämlich, wo die Achse die fertilen Wirtel entsendet, wölbt sich ihre Wand nach auswärts vor, sie bildet Aussackungen, die an Zahl genau derjenigen der zu bildenden Wirteläste entsprechen. Die Aussackungen werden durch Membranfalten oder durch normale Zellwände (Fig. 244, *3*) vom Hohlraume des Stammes gesondert.

Schon in der Sect. Acetabuloides sind Formen vorhanden, welche normalerweise nur e i n e n fertilen Wirtel am Stamme bilden. Das ist auch die Regel in der Sect. Acetabulum, deren Vertreter die bekannte Acet. mediterranea ist (Fig. 245). Sie bildet das scharf ausgeprägte Endglied der Entwickelungsreihe, die wir hier behandeln. Auf langen, kahlen Stielen erheben sich Scheibchen mit strahlig angeordueten Fächern — Ombrelli nennen sie die Neapolitaner Fischer. An den völlig ausgewachsenen Exemplaren sind „Haare“ usw, kaum sichtbar, und auf den ersten Blick wird man über die Ableitung dieser Form von den vorerwähnten nicht im Reinen sein. Das Studium der Entwicklungsgeschichte freilich zeigt Schritt für Schritt den Zusammenhang.

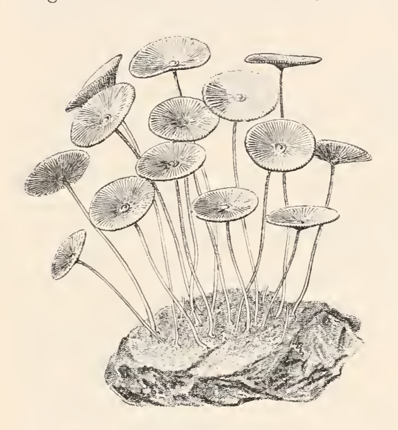


Fig. 245. *Acetabularia mediterranea.* Orig.

Halten wir uns an Fig. 246, *1*, so sehen wir, daß die Hauptachse („Stiel“) zunächst einen sterilen Artwirtel bildet; diesem folgt die Anlage des fertilen. Letztere entwickelt zunächst wieder Haartriebe (Fig. 246, *2*, *3*, *htr*) und an deren Basis den Gametangienschirm, der ziemlich rasch heranwächst, während der sterile Wirtel schwindet. Der Schirm erscheint hier von Jugend auf als ein einheitliches Gebilde, als ein Ringwall, in welchem die radialen Wände resp. Kammern deutlich den Ursprung des Ganzen verraten. Wie der Schirm, so treten die Coronae von Anfang an als einheitliche Ringe in die Erscheinung; eine getrennte Anlage der einzelnen Stücke wie bei Acet. crenulata ist nicht mehr nachweisbar. Die Stellung der Haartriebe (*htr* Fig. 246, *2*, *3*) ist aber noch diesselbe, sie klärt die Sachlage ohne weiteres.

In den einzelnen Strahlen des Schirmes, deren jeder nach dem Gesagten einem Gametangium entspricht, entwickeln sich bei Acet. mediterranea zahlreiche Cysten (Fig. 246, *4*); ähnliches erfolgt bei allen anderen Acetabularien, bei Polyphysa usw.

Bei den niedriger stehenden Acetabularien werden häufig, wie wir sahen, die zunächst isolierten Schirmstrahlen durch Kalk verkittet, bei den höheren verkalken alle Außenmembranen (die der Cysten nicht), sie erscheinen deshalb im trockenen Zustande fast weiß. Besonderes Interesse aber hat die Gattung Acicularia,. welche im wesentlichen wie Acetabularia

aufgebaut ist (s. Howe). Hier füllt erst Schleim, später eine dichte Kalkmasse alle Räume zwischen den Cysten. Diese bleiben nur dort kalkfrei, wo sie die Wandung des Gametangiums berühren. Wenn dann diese letztere zugrunde geht, resultieren keilförmigspindelige Spiculae, aus welchen die Sporen seitlich hervorschauen.

Wir kennen in Acic. Schenckii Möb. eine lebende Form, daneben einige fossile Arten, deren Spiculae gelegentlich massenhaft im Gestein, z. B. im oberen Miozän, auftreten.



Fig. 246. *Acetabularia mediterranea.* *1, 2* jugendliche Schirme. Orig. *3* Schema des Sproßaufbaues z. T. n. Nägeli. *cs* Corona superior. *ci* Corona inferior. *g* Gametangien. *stw* sterile Wirtel. *htr* Haartriebe. *4* Schirm von der Fläche mit Cysten. Orig. *5—7* Cysten (de Bary und Präp. Gruber). *d* Deckel. *chr* Chromatophoren. *k* Kerne. *g* Schwärmer (Gameten). *bl* „Blase" (Vakuole). *8* kopulierende Gameten n. Strasburger. *9* keimende Zygoten n. de Bary.

Schon oben wurde gezeigt, daß Bornetellen, Dasycladeen und Triploporellen leicht in Zusammenhang zu bringen sind, und wenn nun auch aus unseren bisherigen Angaben ohne Schwierigkeit ersichtlich ist, daß die Acetabularien sich unweigerlich von vertizillierten Formen mit gleichmäßiger Zweigbildung herleiten, so sind die Meinungen doch darüber verschieden, welche Teile der einzelnen Wirtelglieder nun aufeinander zu beziehen sind. Am plausibelsten scheint mir die von Solms vertretene Auffassung. Nach dieser schließen die Acetabularien zunächst an Bornetellen an und zwar an

solche, welche ein Sporangium an jedem primären Wirtelast tragen. Dieses stand zunächst seitlich, nach unten gekehrt; in dem Maße aber, als sich die Sporangien zu langen schlauch- oder schotenartigen Organen veränderten, nahmen sie radiäre Stellung ein und traten an Stelle der primären Seitenachsen, welch letztere reduziert und mit ihrer Spitze nach oben geschoben wurden. Aus dem Verhalten der Polyphysa sowohl als auch der Halicoryne scheint mir das genügend hervorzugehen (Fig. 244). Die Corona superior ist danach eine primäre, die Corona inferior dagegen muß als eine sekundäre Bildung betrachtet werden. CHURCH hat einige Bedenken gegen die SOLMSsche Auffassung erhoben und ebenso STEINMANN. Besonders letzterer suchte

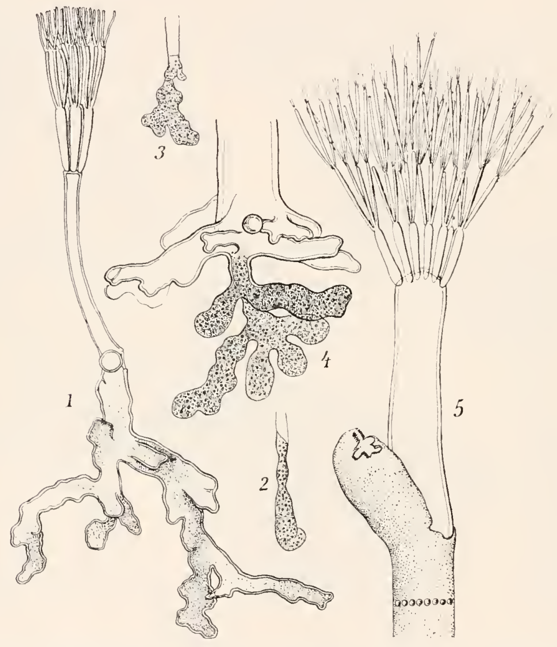


Fig. 247. *1* Keimpflanze von *Polyphysa* (*Acetabularia*) *exigua* n. SOLMS. *2—4* Basalblasen verschiedenen Alters von *Acet. mediterranea* n. DE BARY. *5* Sproßstück von *Acet. mediterranea*, im Frühjahr austreibend n. WORONIN.

zeitweilig wieder der älteren Auffassung, die auch aus CRAMERS Arbeiten hervorleuchtet, Geltung zu verschaffen, nach welcher die Sporangien der Acetabularien primäre Seitenachsen sind. Die Konsequenz davon ist dann die Annahme, daß die Krönchen mit ihren Haaren Neubildungen sind oder aber Seitenachsen zweiter Ordnung, welche verrutschten.

Auf eine weitere Diskussion dessen, was zutrifft, brauche ich mich nicht einzulassen, die SOLMSsche Auffassung leuchtet so ein, daß auch STEINMANN später seinen Widerspruch zurückgezogen hat.

Dazu kommt noch eine entwicklungsgeschichtliche Bestätigung durch HOWE. Dieser Autor gibt für Acicularia als Entstehungsfolge: Corona

superior mit Anlage der Haare, dann Gametangium, endlich Corona inferior. Die Corona superior tritt auf in Form getrennter Höcker; auf deren Scheiteln entstehen die Haaranlagen, die Gametangien entsprossen den Höckern seitlich. Damit scheint mir die Sache endgültig erledigt zu sein.

Schon aus der Vergleichung der erwachsenen Formen ließ sich der Zusammenhang der Acetabularien mit den Dasycladeen sicher demonstrieren. Bsstätigt wird das alles aber durch die überraschende Übereinstimmung der Jugendformen. In de Barys Kulturen wuchsen die Zygoten (s. unten) der Acetabularia im ersten Jahre zu unverzweigten, bis 2 cm langen Borsten heran, im zweiten Jahre bildeten diese Stämme am Scheitel Seitenzweige in Wirtelstellung. Diesem Wirtel folgten mehrere weitere, bis die Hüte sich noch im gleichen Jahre entwickelten. Mit de Barys Zeichnungen gewisser Stadien der Acetabularia stimmt die in Fig, 247, *1* nach Solms reproduzierte Keimpflanze von Polyphysa fast auf ein Haar überein, und da bereits oben hervorgehoben wurde, daß die Jugendformen von Neomeris mit Dasycladusformen übereinstimmen, dürfte auch in dieser Richtung kein Zweifel mehr obwalten.

Fig. 247 gibt nun ein Organ wieder, das de Bary zuerst für Acetabularia beschrieb, dies ist die sog. Basalblase, physiologisch geredet ein Rhizom, mit dessen Hilfe die Pflanze überwintert. Die jungen Keimlinge dringen an ihren Standorten im Freien (in der Kultur wurde davon nichts bemerkt) mit ihren basalen Teilen in das Substrat ein. Mäßig hartes Gestein wird dabei partiell gelöst, doch auch vorhandene Hohlräume dürften benutzt werden. Die eindringende Basalpartie ist zunächst einfach keulenförmig (Fig. 247, *2*), später aber verzweigt sie sich lappig, ohne daß Querwände gebildet würden (Fig. 247, *3*). Im Laufe des Sommers werden in diese Basalblase Reservestoffe (Stärke) hineinbefördert, und im Herbst stirbt der über das Substrat vortretende Teil ab, während der untere durch eine Wand abgeschlossen wird (Fig. 247, *3*). Im Frühling (Februar—März) beginnt das Rhizom auszutreiben, aus dem alten Stumpf tritt (Fig. 247, *5*) ein neuer Sproß hervor. Das gilt zunächst nur für Acet. mediterranea. Wie sich die Dinge in anderen Meeren gestalten übersehe ich nicht ganz. Die Analogie mit Halicystis (S. 365) liegt auf der Hand.

Das ist der Gang der Ereignisse, wie er sich im Laufe des ersten Lebensjahres an Keimpflanzen abspielt, und es ist mir kaum zweifelhaft, daß Acetabularia einige Jahre (zwei bis drei) gebraucht, ehe die jungen Pflanzen erstarkt zur Bildung von Schirmen und Cysten schreiten. Sicher ist das aber aus den vorliegenden Angaben nicht zu ersehen, und ebenso geben weder de Bary noch Woronin u. a. Auskunft darüber, wie alt etwa das in Fig. 247, *4* wiedergegebene Rhizom ist. So bleibt auch vorläufig unklar, ob ein solches Gebilde nach einmaliger Produktion eines fertilen Schirmes völlig abstirbt oder ob es mehrere Jahre hintereinander Schirme und Cysten erzeugen kann.

Wir haben die bestuntersuchte Acetabularia als Beispiel herausgegriffen, müssen aber betonen, daß fast alle Dasycladaceen, wie u. a. aus den Angaben von Solms über Neomeris hervorgeht, dieselben Verhältnisse zeigen. Leider ist auch über diese biologisch nicht mehr bekannt. Daß nicht alle basalen Auswüchse der Hauptachse Reserven speichern, zeigt Fig. 247, *4*. Ein Teil derselben dient einfach als Haftorgane.

Fortpflanzung.

Die Fortpflanzung der Dasycladaceae ist scheinbar eine mannigfaltige.

Die grünen Kugelzellen des Dasycladus selbst bezeichneten wir (S. 369) als Gametangien. Tatsächlich kann man zeigen, daß dieselben große

Mengen von Gameten entlassen. Die Entleerung erfolgt im September-November, nachmittags zwischen 4 und 5 Uhr, wie Berthold in Neapel feststellte. Ich kann diese und auch seine sonstigen Angaben aus eigener Anschauung vollauf bestätigen. Sämtliche Gametangien eines Individuums öffnen sich auf einmal und in kürzester Zeit pflegt das Wasser, in welchem die Mutterpflanzen gehalten wurden, völlig grün zu sein, während diese selbst farblos werden und später zu grunde gehen. Hat man vorher die Pflanzen isoliert, so kann man beobachten, daß die von einem Exemplar stammenden Gameten sich nicht miteinander vereinigen, dagegen erhält man massenhaft Kopulationen, wenn man die Gameten eines zweiten geeigneten Exemplars durch einfaches Zusammenschütten der Kulturwässer mit denen des ersten vereinigt. Es gibt + und — Individuum.

Die Gameten sind stark abgeflacht (Fig. 239, *7*), von einer Seite erscheinen sie breit rechteckig mit gerundetem Hinterende und fast gerade abgestutztem Vorderende, von der anderen Seite sind sie schmal, mit parallelen Begrenzungsflächen. Wenn die Kopulation ausblieb, sah ich sie mehrfach in die übliche Spindelform übergehen. Die beiden Cilien sitzen der Mitte der breiten Vorderseite auf. Zahlreiche Chromatophoren werden bemerkt. Eins derselben ist etwas größer, liegt plattenförmig an der einen hinteren Kante und führt neben sich den roten Augenfleck. Die Vereinigung dieser Schwärmer erfolgt fast regellos. Am häufigsten legen sich die flachen Seiten aneinander, doch kann auch Fläche und Kante verschmelzen, und sogar in umgekehrter Lage sah ich zwei Schwärmer aneinander haften (Fig. 239, *5*–*8*).

Die aus solcher Vereinigung resultierenden Zygoten fand Berthold direkt keimend.

Die Gameten sind die einzig bekannten Fortpflanzungsorgane bei Dasycladus. Sie erscheinen auch in solcher Masse, daß andere unnötig sein dürften.

Dem Dasycladus steht auch in der Art der Fortpflanzung Acetabularia als Extrem gegenüber. Woronin, de Bary und Strasburger berichteten darüber. In den Schirmstrahlen ist bei annähernd erwachsenen Hüten das Protoplasma mit dem Chlorophyll gleichmäßig an der Wand verteilt. Späterhin sah Woronin in ziemlich gleichen Abständen helle Punkte, um welche sich das Plasma zunächst an der Wand zu dick scheibenförmigen Körpern ballte. Diese zogen sich unter Abrundung zu ellipsoider Form von der Membran der Mutterzelle zurück und erhielten eine eigene Haut. Solcher Körper — wir nannten sie schon Cysten — entstehen nach de Bary in einer Kammer ca. 100, in einem Schirm mindestens 8000.

Die Cysten besitzen im Innern eine sehr große Vakuole, diese wird umgeben von mehr weniger dichtem Plasma, dem nach E. Grubers Feststellungen zahlreiche Kerne in gleichen Abständen eingelagert sind (Fig. 246, *6*). Arnoldis hiergegen erhobene Bedenken scheinen mir einstweilen nicht stichhaltig zu sein.

Stärke, wohl gebunden an die peripher gelagerten, stets grünen Chromatophoren, ist reichlich sichtbar, und schließlich folgt nach außen eine sehr dicke Zellulosemembran mit zwei verschieden dichten Lagen, welchen eine dünne Cuticula aufgelagert erscheint. An dem einen Ende der elliptischen Cyste sieht man von oben her einen Kreis, im optischen Längsschnitt diesem entsprechend zwei Einschnitte resp. Streifen in der Membran (Fig. 246, *5*). Wie wir später sehen werden, handelt es sich hier um einen Deckel (*d*), welcher bereits auf ziemlich jungen Stufen vorgebildet wird.

Die Cysten beginnen im Mittelmeer ihre Ausbildung im Juni und werden bis Juli-August durch Zerbröckeln der Schirme frei, bei anderen Arten treten sie aus Öffnungen am Ende der Schirmstrahlen hervor (Börgesen). Im Februar-März beginnt die Keimung der Acet. mediterranea, es erfolgt die Bildung von zweiwimperigen Gameten (Fig. 246, *8*). Unter den sonst bekannten Formalitäten werden dieselben aus dem Plasmawandbelag herausgeschnitten und treten unter Sprengung des Deckels in das Seewasser aus (Fig. 246, *7*). Aus der Figur ist auch ersichtlich, daß die großen Vakuolen nicht mit in die Schwärmerbildung eingehen, sondern ausgestoßen werden.

Während die Kopulation zu sehen de Bary nicht geglückt war, verfolgte sie Strasburger und zeigte, daß die völlig gleichgestalteten Gameten kopulieren (Fig. 246, *8*), wenn sie aus zwei verschiedenen Cysten stammen (oder gar von zwei verschiedenen Individuen). Die Zygoten keimen sofort (Fig. 246, *9*).

Unsere Kenntnisse von der Fortpflanzung der übrigen Dasycladeen sind etwas lückenhaft, immerhin lassen sich aus dem, was bisher bekannt geworden, einige Anhaltspunkte für die Beurteilung der gesamten Familie gewinnen. Neomeris bildet, wie wir sahen (Fig. 240), Organe, welche in ihrer Stellung und Entwicklung den Gametangien von Dasycladus auf ein Haar gleichen, nur beobachtete man keine Bildung von Gameten, vielmehr erhält der gesamte Inhalt eine neue, derbe Membran, welche wie die Cysten von Acetabularia am schmalen Ende einen Deckel ausbildet. Es gehört keine große Phantasie dazu, sich vorzustellen, daß diese Körper abfallen, ausdauern und später keimend Gameten erzeugen.

Batophora und Bornetella schließen sich an Neomeris an; sie erzeugen nur Cysten in Mehrzahl in ihren kugeligen Gametangien. Jene aber sind genau so gebaut wie die einzelne „große Spore“ bei Neomeris und wie die Cysten von Acetabularia, d. h. sie haben eine dicke Membran mit Deckel und werden, das darf man annehmen, ebenfalls wie die Acetabularien keimend, Gameten bilden.

Mir scheint so auch in Bezug auf die Fortpflanzung eine Reihe von den Dasycladen über Neomeris zu Bornetella zu führen und mit Acetabularia zu endigen.

Wie sind nun die „Sporen“, die wir Cysten nannten, aufzufassen? Falkenberg und Solms nehmen an, daß die Cysten eine besondere kleine Generation bilden, welche hier zwischen die größere eingeschaltet wurde. Aber schon Vaizey und Church haben mit Recht darauf hingewiesen, daß die Auffassung kaum haltbar sei. Vaizey nennt die „Sporen“ einfach Gametangien und Church spricht auf Grund Bowerscher Erwägungen die Acetabularia-, Bornetella- usw. Pflanze in toto als Gametophyten an. Die „Sporen“-(Cysten-)Bildung ist ihm, wenn ich recht verstehe, eine einfache Fächerung der Sporangien (Gametangien). Das läßt sich hören. Mir scheint aber, die Sache werde noch etwas verständlicher, wenn man berücksichtigt (was auch Vaizey schon angedeutet), daß die meisten Dasycladaceen ein Ruhestadium an einer ungewohnten, wenn man will, „falschen“ Stelle in den Entwicklungsgang einschalten. Statt in die Zygoten wird die Ruhezeit in die Gametangien verlegt. Das ist am klarsten bei Neomeris zu sehen, bei welcher ja das Gametangium in toto zu einer ruhenden Zelle wird. Bei den übrigen in Frage kommenden Gattungen wird die Sache durch die Vielzahl der Cysten kompliziert, allein auch das kann man verstehen. Wir werden später im allgemeinen Teile des Buches noch zu schildern haben, wie die Zellen, welche Schwärmer irgendwelcher Art ent-

wickeln, ihr Plasma zunächst in eine mäßige Zahl ziemlich großer Portionen zerfällen, die natürlich auch viele Kerne enthalten. Diese Ballen werden bei den meisten Algen im normalen Verlaufe ziemlich bald zu einkernigen Schwärmern aufgeteilt. Bei Acetabularia und Verwandten aber, so schließe ich, wird jene Aufteilung sistiert, sie geht erst nach Monaten weiter, wenn die eingeschaltete Ruheperiode überwunden ist.

Solche Erwägungen hindern mich, die fraglichen Gebilde als Sporen zu bezeichnen, und auch ihre Vielkernigkeit läßt das kaum zu. Mir scheint für solche eingekapselten vielkernigen Plasmamassen sei der Name Cysten, den wir auch schon bei Botrydium und Protosiphon anwandten, besser am Platze. Zweifellos weisen ja auch die Vorgänge bei allen diesen Algen große Ähnlichkeiten auf.

Cymopolia hat, das sei zum Schluß noch bemerkt, soviel man weiß, eine etwas abweichende Fortpflanzung. Solms sah die Gametangien dieser Pflanze direkt Keimschläuche treiben. Danach kann man hier mit Church Apogamie vermuten.

5. Sphaeropleaceae.

Die vielbegehrte Sphaeroplea annulina ist über Europa, vielleicht auch über andere Kontinente verbreitet. Trotzdem kommt sie immer nur sporadisch zur Beobachtung. Sie liebt Tümpel und besonders zeitweilig überschwemmten Boden. Berühmt fast ist der Standort im Auerspergbrunnen zu Graz. Die von manchen Autoren vollzogene Trennung in zwei Arten, Sph. Braunii und Sph. crassisepta, will K. Meyer nicht anerkennen, es gäbe alle Übergänge zwischen beiden. Immerhin werden durch sie gewisse Typen repräsentiert.

Cohn gab die erste gute Beschreibung der Pflanze, Rauwenhoff, Heinricher, Klebahn, Golenkin und K. Meyer lieferten wesentliche Ergänzungen besonders bezüglich der Kerne.

Weder in der Jugend noch im Alter wird an den völlig unverzweigten Fäden die Bildung von Haftorganen beobachtet; die Alge schwimmt immer frei etwa wie Spirogyren, Conferven usw. Die Fäden bestehen aus ziemlich langen zylindrischen Zellen, in welchen breite farblose Bänder mit schmäleren grünen Ringen abwechseln, man zählt deren 9—30. An den farblosen Stellen findet sich ein mäßig dicker, gelegentlich von derberen Strängen durchzogener Wandbelag, an den dunkleren sammelt sich das Plasma reichlicher und durchsetzt nicht selten das Lumen der Zelle in Form von Pfropfen, Diaphragmen usw. Hier liegen auch die Kerne, zartere Fäden enthalten wenig, derbere ziemlich viele in einem Ringe. Außerhalb der Kerne liegt in jedem Ring nach K. Meyer ein Netzchromatophor, das eben (Fig. 248, 7) die grüne Farbe derselben veranlaßt, es ist unregelmäßig gezackt und entsendet aufwärts und abwärts Fortsätze zu den Nachbarn. Nach Klebahn hätten wir zahlreiche netzig vereinigte Chromatophorenplättchen. In jedem Ring liegen vier bis sechs Pyrenoide.

Die Querwände sind in vielen Fällen durchaus normal. Speziell bei der Sph. crassisepta aber sind sie nicht bloß stark verdickt, sondern sie variieren auch sehr in ihrem Aussehen. Ringförmig angelegt, wie bei Cladophora u. a., werden sie nicht immer völlig geschlossen und weisen auch sonst Unregelmäßigkeiten auf, die Heinricher und Rauwenhoff eingehend beschrieben haben. Auch Zapfen, die in das Zellumen hineinragen, sind nicht selten.

Eine ungeschlechtliche Fortpflanzung ist nicht beobachtet, dagegen ist die geschlechtliche sehr ausgiebig. Die Fadenzellen werden ohne Formveränderung zu Oogonien und Antheridien.

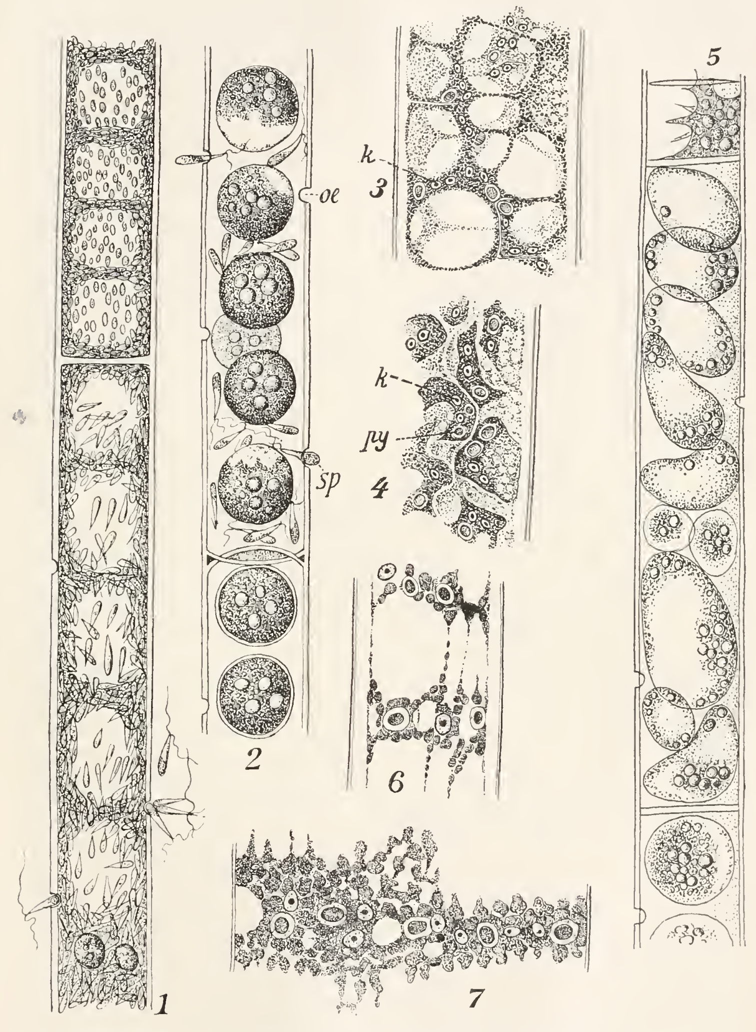


Fig. 248. *Sphaeroplea annulina* n. COHN u. KLEBAHN. *1* Spermatozoidbildung. *2* Eizellen im Moment der Befruchtung. *3*, *4* Zerschneidung des Protoplasten. *5* Junge Eizellen, vor der Abrundung. *6*, *7* Stücke der Zellen mit Chromatophor, Kernen und Pyrenoiden. *oe* Öffnung. *sp* Spermatozoid. *k* Kern. *py* Pyrenoid.

Die Spermatozoidbildung vollzieht sich in den grünen Ringen. Die Kerne teilen sich auf mitotischem Wege wiederholt, die Pyrenoide verschwinden, die Chromatophoren werden zerlegt, die Teilstücke nehmen eine gelbe Farbe an. Um die zahlreich gebildeten Kerne ballt sich das Plasma und zerfällt in soviele Portionen als Kerne da sind. Diese sind noch nicht die Spermatozoiden, vielmehr teilen sich die Kerne und die Plasmaballen noch ein- oder mehrmals und dann erst werden die männlichen Zellen herausmodelliert. Die Spermatozoiden geraten schließlich schon in der Mutterzelle in Bewegung und schlüpfen durch Öffnungen aus, welche inzwischen seitlich in der Membran entstanden sind (Fig. 248, *1*). Die männlichen Zellen sind spindelförmig, tragen vorn zwei Geißeln, in der Mitte den Kern, am Hinterende das gelbe Chromatophor (Fig. 248, *1*). K. MEYER freilich behauptet, daß von der Substanz desselben nur der gelbe Farbstoff übrig bleibe.

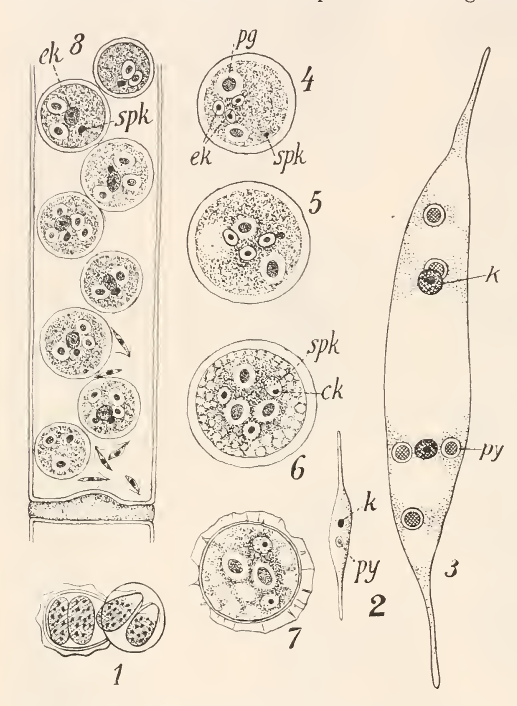


Fig. 249. *Sphaeroplea annulina* n. KLEBAHN, HEINRICHER u. K MEYER. *1—3* Keimung und Keimpflanzen. *4—7* Eier in verschiedenen Stufen der Kernverschmelzung. *8* Befruchtung einkerniger Eier. *k* Kern. *ek* Eikern. *spk* Spermakern. *py* Pyrenoide.

Die Eier entstehen in ziemlich großer Zahl in jeder Gliederzelle des Fadens (Fig. 248, *2*). Die einzelnen Eier lassen ein helles Vorderende (Empfängnisfleck) und ein chromatophorführendes Hinterende erkennen (Fig. 248, *2*). Bei Sph. annulina var. crassisepta geht nach KLEBAHN außer den Chromatophoren, die, soweit ich sehe, ihre Pyrenoide stets beibehalten, ein Kern in jedes Ei ein, bei der Var. Braunii aber weist jedes Ei mehrere Kerne auf, und diese bleiben, das ist sicher, bis zur Befruchtung getrennt. Schon KLEBAHN gibt an, daß die Zahl der Kerne in den Eiern von Sp. Braunii schwanke, daß sogar Rieseneier vorkommen und GOLENKIN behauptet weiter, daß auch bei dieser Form neben mehrkernigen einkernige Eier auftreten. Das wäre verständlich, wenn tatsächlich die Übergänge zwischen den verschiedenen Formen gegeben sind, die MEYER angibt.

Sind die Eier geschlechtsreif, dann bemerkt man (Fig. 248, *2*) in größerer Zahl relativ kleine Öffnungen (*oe*) in der Membran des Oogoniums.

Durch diese schlüpfen die Spermatozoiden ein und die Befruchtung wird vollzogen, indem die männliche Zelle am Empfängnisfleck eindringt. Selbst wenn das Ei mehrkernig ist, verschmilzt nach Klebahn stets nur ein Spermakern mit einem der Eikerne (Fig. 249, *3—6*). Nach Golenkins Angaben würde aber die Sache nicht ganz zutreffen; nach ihm verschmilzt zwar bei Sphaeroplea Braunii der Spermakern erst mit einem der Eikerne, später aber würden sich mit dem resultierenden Kopulationskern auch die anderen im Ei vorhandenen Nuclei vereinigen.

Die Sache bedarf wohl erneuter Prüfung aus folgendem Grunde. Ältere Autoren ließen die zahlreichen Kerne, welche ursprünglich in den Oogonien von Vaucheria, Saprolegnia, Peronospora, Albugo usw. vorhanden sind, zu einem Eikern kurz vor der Eireife verschmelzen. Später aber wurde von mir für Vaucheria (S. 424), von anderen Autoren für die anderen erwähnten Pflanzen gezeigt, daß der Eikern niemals aus einer Verschmelzung mehrerer Kerne resultiert, daß vielmehr alle überzähligen Kerne bis auf einen aus den Eiern beseitigt oder doch in denselben unschädlich gemacht werden. Diesen Befunden würden sich Klebahns Resultate anschließen. Die im Ei nicht kopulierenden Kerne hätten danach keine andere Bedeutung als die überzähligen Kerne der Oogonien von Vaucheria, Fucaceen usw. Golenkins Beobachtungen dagegen stehen nicht bloß mit dem eben Erwähnten in Widerspruch, sie sind, soweit ich sehe, fast die einzigen, welche sich der allgemeinen Regel nicht fügen, wonach von den niederen Pflanzen empor bis zu den höchsten Spermakern und Eikern nicht bloß völlig homolog, sondern aus der gleichen Anzahl von Chromosomen zusammengesetzt sind.

Nach vollzogener Befruchtung erfolgt Membranbildung. Zuerst entsteht eine ziemlich dünne Eihaut, unter derselben aber entwickelt sich eine zweite derbe, die mit Leisten und Vorsprüngen anderer Art versehen ist; nachdem diese fertiggestellt, häutet sich die Oospore, sie wirft die erste Membran ab (Fig. 249, *7*). Unter der dicken Hülle entsteht später noch eine glatte und dünne Membran. Diese zeigt Zellulosereaktion, die äußere nicht. Der Innenraum füllt sich mit Stärke, rotem Öl usw., und so kann die Oospore auch im trockenen Zustande längere Zeit — mehrere Jahre — ausdauern.

Die Keimung erfolgt im Lichte wie auch im Dunkeln, die Weiterentwicklung der Keimlinge aber natürlich nur im Lichte.

Der Beginn der Zygotenkeimung wird angezeigt durch das stärkere Hervortreten der Chlorophyllkörper, welche vorher ganz verdeckt waren. Der Inhalt teilt sich normalerweise in vier Portionen, welche nach Aufreißen der dicken Membran als zweiwimperige, ovale, etwas abgeflachte Schwärmer frei werden (Fig. 249, *1*). Über einige Abweichungen s. K. Meyer.

Die hinten grün, vorn durch Öl rot gefärbten Schwärmer strecken sich unter Verlust der Cilien zu spindelförmigen Körpern, welche mit lang zugespitzten Enden stark in die Länge wachsen (Fig. 249, *2*, *3*) und schließlich zu den bekannten Fäden werden. Die jüngsten Keimlinge sind häufig noch ganz oder partiell rot gefärbt; sie besitzen einen Zellkern und in dem anfangs noch undeutlichen Chromatophor wenige Pyrenoide (Fig. 249, *2*). Beiderlei Organe vermehren sich im Einklang miteinander (Fig. 249, *3*) und erst wenn Ringe und Kerne in größerer Zahl gebildet sind, tritt die erste Querwand sehr verspätet auf.

XI. Siphonales.

α) Männliche und weibliche Gameten soweit bekannt, beweglich.

1. **Codiaceae.** Reich verzweigte Fäden, welche zu charakteristisch geformten Thallomen verflochten sind. Typus: Codium.

2. **Bryopsidaceae.** Fiederig verzweigte Sprosse. Zweige nicht verflochten. Typus: Bryopsis. (Anhang: Derbesiaceae.)

3. **Caulerpaceae.** Pflanzen in Stamm, Wurzel und Blätter gegliedert. Letztere sehr mannigfaltig ausgestaltet.

β) Weiblicher Gamet als Eizelle im Oogonium liegend.

4. **Vaucheriaceae.** Verzweigte Fäden, welche nicht verflochten sind. Sexualorgane seitlich an den Ästen.

1. Codiaceae.

Die Codiaceen bevorzugen die wärmeren Meere; sie sind in allen tropischen und subtropischen Gebieten vorhanden, finden sich z. B. im Mittelmeer recht reichlich. Vereinzelt gehen sie auch in kältere Regionen. Die Standorte der tropischen Formen sind nicht immer genau angegeben. Es handelt sich zum Teil wohl um Brandungsformen, die am Gestein angeheftet sind, zum Teil aber um Bewohner von Schlick-Sand-böden. Im Mittelmeer hält sich Codium in Tiefen von 2—20 m, Udotea, Halimeda u. a. kommen dort ebenfalls in mässigen Tiefen vor, steigen aber auch bis 120 m hinab.

Eine systematische Bearbeitung haben in älterer Zeit die Codiaceen durch AGARDH erfahren, neuerdings widmeten ihnen die GEPPS eine sorgfältige Bearbeitung, die auch allgemeine Gesichtspunkte enthält. Halimeda beschrieb BARTON. Aufbau und Entwicklungsgeschichte studierten wohl mit Erfolg zuerst NÄGELI, später DERBÈS und SOLIER, ASKENASY, WORONIN, BÖRGESEN, TOBLER, HURD, ERNST, HOWE u. a.

Gleich unten zeigen wir, wie die einzelnen Fäden oder besser grünen Schläuche, die im typischen Falle lang-zylindrisch und reich verzweigt sind, den Thallus der Codiaceen aufbauen, schicken hier aber das Wichtigste über Inhalt und Wand jener Elemente voraus.

In den Schlauchzellen der Codiaceen zeigt der Inhalt die Anordnung, die bereits für die Valoniaceen geschildert wurde. Im Plasmawandbelag, der natürlich die Vakuole umschließt, liegen nahe der Wand zahlreiche, sehr kleine Chromatophoren, die wenigstens in den meisten Fällen eines Pyrenoids entbehren. Die Kerne marschieren auf der Innenseite der Chromatophoren auf und sind, wie so häufig, durch die Zwischenräume sichtbar, die jene freilassen. Bei Codium fand BERTHOLD (Mskr.) Kristalloide in den Schläuchen, besonders vor Beginn der Gametenbildung.

Die W a n d u n g der Codiaceen hat MIRANDE untersucht. Er fand bei den als Udoteae zusammengefassten Gattungen Udotea, Halimeda, Chlorodesmis, Aurainvillea usw. keine Zellulose, statt dessen Kallose und Pektin in ungefähr gleichen Mengen; das gleiche gilt für Pseudocodium. Codium selber, hat, wie schon HURD erkannte, in der Hauptsache Pektin, daneben Kallose und etwas Zellulose. Die Sache ist also recht bunt, daraus Schlüsse auf die Verwandtschaft zu ziehen, wie MIRANDE vorschlägt, scheint mir nicht wohl möglich.

Eigentliche Querwände werden in den grünen Schläuchen nicht gebildet, wohl aber kommen bei fast allen Gattungen derbe Ringe vor, welche den Plasmaschlauch diaphragmenartig einschnüren (GEPP, WORONIN, MIRANDE). Die Ringe sind geschichtet (Fig. 250, *5*) teils durch Auflagerung immer neuer Schichten, teils, zumal später, durch Quellung der Kallose, die auch sie mit aufbaut. Die Diaphragmen lassen meistens für das Plasma einen breiten Weg offen, nur bei Codium (Fig. 250, *4*) rücken die Ränder so nahe aneinander, daß die älteren Forscher einen vollständigen Schluß annahmen. MIRANDE aber fand neuerdings, daß feine Plasmastränge immer noch hindurchgehen, auch wenn die Ränder wulstartig aufeinander gepreßt erscheinen. In den Diaphragmen vollziehen sich nachträglich mancherlei Umwandlungen durch Quellung einzelner Teile, Fig. 250, *3*, *4* deutet das an, MIRANDE beschreibt es des näheren und schildert, wie nachträglich Teile der Diaphragmen gelöst werden können, um breiteren Plasmafäden den Durchgang zu gestatten.

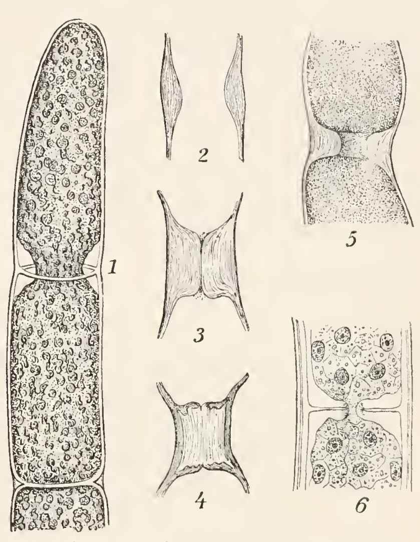


Fig. 250. *1* Zellteilung von *Cladophora glomerata* n. THURET. *2—4* Querwandbildung bei *Codium* Orig. Berthold. *5* Ringbildung im Faden von *Penicillus* n. WORONIN. *6* Zellteilung bei *Cladophora* n. STRASBURGER.

Die Diaphragmen liegen vielfach in der Nähe der Dichotomien und anderen Verzweigungen, sie dienen den Systematikern gegebenen Falls zur Unterscheidung der Arten. Halimeda deutet, so weit ich sehe, die Diaphragmen nur durch leichte Einschnürung an.

Es fällt nicht schwer, eine Ähnlichkeit mit der Wandbildung der Cladophoren herauszufinden: man braucht nur die einzelnen Bilder der Fig. 250 zu vergleichen. Die Querwandbildung wird in einem Fall vollendet, im anderen bleibt sie auf halbem Wege stehen.

Wir sagten schon oben, daß die Codiaceen ihre F ä d e n zu bestimmt geformten Thallomen, fast kunstgerecht, v e r s c h l i n g e n. Mit besonderer Vorliebe entstehen auf diese Weise „Pinsel", d. h. Gebilde, welche auf verschieden langem Stiel ein großes Büschel frei flutender Haare tragen (Aurainvillea, Penicillus), oder aber der Stiel geht wie beim Laubblatt über in eine Spreite, die mehr oder weniger gefestigt ist, stellt also Laminarien

en miniature dar (Udotea). Dem gegenüber stehen lange, reich verzweigte Gebilde, gerundet, aber ohne sonstige Gliederung (Codium) oder besonders charakteristische Gestalten wie Halimeda u. a. Die Art wie die Verschlingung der Fäden erfolgt, die zu den verschiedenen Formen führt, ist recht verschieden, und man möchte für zahlreiche Fälle wohl behaupten, daß der innere Aufbau fast mannigfaltiger sei als die äußeren Umrisse. Das kommt auch in den systematischen Beschreibungen zur Geltung. Es ist auch wohl ein Ausdruck für gleiche Anpassung an sich abweichender Formen.

Nach der Art der inneren und äußeren Gestaltung in der Familie Gruppen zu unterscheiden, ist nicht leicht; ich unterlasse es, ohne damit freilich auf die Betonung möglicher Zusammenhänge zu verzichten. In neuerer Zeit ist durch Forschungen in den Tropenmeeren (Weber van Bosse, Gepp, Howe, Börgesen, Barton) die Kenntnis unserer Gruppe recht gefördert worden; wir sehen klarer als früher und erkennen auch die Ausgangspunkte besser, die zu sehr eigenartigen Ausgestaltungen in den Endgliedern der Reihen geführt haben.

Eine der niedersten Formen ist wohl Gepps Boodleopsis. Die Gattung ist freilich noch wenig untersucht. Dicke Fäden kriechen rhizomartig auf der Unterlage, von ihnen erheben sich reich verzweigte grüne Büschel (Fig. 251, *4*, *5*), welche dann zu mehr oder weniger dichten Polstern zusammenschließen. Das ist alles, was wir wissen. Eine zweite einfache Gattung ist Rhipidodesmis (Fig. 251, *3*). Wiederum decken kriechende, fast farblose Fäden das Substrat, dicho- oder trichotom verzweigte grüne Sprosse mit den bekannten Einschnürungen steigen auf, verzweigen sich mehrfach und lassen die Äste ungefähr in gleicher Höhe endigen. Sie schließen zusammen, ohne daß damit ein spezifisch geformter Thallus zustande käme.

Von diesen beiden Gattungen kann man vielleicht die meisten anderen herleiten, die unregelmäßig geformten, mit unregelmäßig verschlungenen Fäden gehen mehr auf Boodleopsis, die regelmäßigen mit elegantem Stiel usw. eher auf Rhipidodesmis zurück.

An letztere reiht sich Chlorodesmis, meist als die einfachste Codiacee angesprochen. Die üblichen Kriechfäden lassen aufrechte, gabelige Elemente hervorgehen, und diese verflechten sich zu einem kurzen, aber dicken farblosen Stiel, der seitwärts einen ansehnlichen Schopf grüner, fast pinselartig geordneter Fäden trägt. Die Verflechtung ist eine sehr lockere, bei Aurainvillea wird sie schon etwas fester. Der Wuchs ist fast derselbe wie bei Espera (Fig. 251, *1*).

Rhipiliopsis wächst wie eine abgeflachte Aurainvillea, es beginnt mit ihr eine Reihe von Gattungen, bei welchen die bei Aurainvillea und Chlorodesmis noch völlig freien Fäden in irgendeiner Weise miteinander verkettet werden. Hier geschieht das ziemlich einfach (Fig. 251, *2*) durch kurze Seitenfortsätze der Längsfäden, die aufeinander treffen, als ob sie kopulieren wollten. Bei Rhipilia, die auch den Habitus der Aurainvillea hat, wenn auch die Fäden nur locker verwoben sind, bilden die Zweige an ihren Enden „Tenacula“, mit welchen sie sich auf Nachbarfäden verankern. Das erinnert sehr an Boodlea und es darf hier ausgesprochen werden, daß nicht bloß bei diesen Gattungen, sondern auch bei anderen Vertretern der Codiaceen sich wesentliche Anklänge an die Siphonacladiaceen ergeben. Die Sachen sind so deutlich, daß ein Hinweis an dieser Stelle genügt.

Penicillus, besonders die als Espera (Woronin) bezeichneten Formen, gleichen in ihren Jugendstadien wesentlich denen von Chlorodesmis resp. Boodleopsis. Die Einzelfäden schließen aber zu einem dünnen, festen

Stiel zusammen, der verkalkt ist (Fig. 251, *1*). Die Festigkeit wird erhöht durch seitliche Auswüchse der ihn aufbauenden Fäden, welche sich zwischen den letzteren hindurchwinden. Der Stiel kann so eine Mark- und eine



Fig. 251 n. Woronin u. Gepp. *1 Penicillus* (*Espera*). *2* Fäden von *Rhipiliopsis*. *3 Rhipidodesmis*. *4*, *5 Boodleopsis*.

Rindenschicht erhalten, von der bei anderen Gattungen noch die Rede sein wird; er trägt auf seinem Scheitel einen mehr oder minder großen Schopf verzweigter Fäden, die völlig frei sind.

In der Gattung Udotea kann man unschwer zwei Typen unterscheiden, oder zwei Reihen, deren eine mit Udotea minima, deren andere



Fig. 252. *Udotea minima* n. ERNST. *1* „Vorkeim". *2* Anlage des aufrechten Sprosses. *3* u. *4* junge Spreiten.

mit U. javensis beginnen mag (GEPP). Die von ERNST entdeckte Udotea minima könnte an Rhipidodesmis erinnern. Die jungen Pflänzchen der-

selben bilden die bekannten farblosen Kriechfäden mit den aufrechten dichotomen Sprossen (Fig. 252, *1*). Diese sind so reichlich vorhanden, daß



Fig. 253. *1—5 Udotea Desfontainei*. Orig. n. Präp. GRUBER. *1* Rhizom (*rh*) mit Sproßanlagen (*spr*). *2* Rhizom mit erwachsenen Sprossen. *3* Stück vom Sproßrande. Längsfäden mit jungen Ästen (Querfäden). *4* gelapptes Ende eines Querfadens frei präpariert. *5* dieselben im Zusammenhang; von der Thallusfläche gesehen. *6 U. orientalis*. Längsschnitt des Stieles n. OKAMURA.

ganze Rasen entstehen. Solche Jugendstadien kann man denen von Batrachospermum, Lemanea usw. an die Seite stellen. Denn an einigen Stellen

erheben sich aus ihnen die charakteristischen flachen und gestielten Sprosse unserer Gattung (Fig. 252, *3*). Durch Verflechtung und Verschlingung mehrerer grüner Fäden entsteht ein Säulchen (Fig. 252, *2*), aus dessen Scheitel später zahlreiche Schläuche hervorbrechen. Diese breiten sich in einer Ebene nebeneinander aus und müssen so vom Scheitel des Stieles strahlig divergieren (Fig. 252, *4*). Zunächst isoliert, werden sie durch kurze Seitenzweige, die sich quer über die Längsfäden legen, miteinander verkettet; es entsteht eine Rinde, die hier noch ziemlich unvollkommen erscheint, bei der nahe verwandten U. Desfontainei aber stark entwickelt ist. Diese im Mittelmeer außerordentlich häufige Art (Fig. 253, *1*) hat sehr derbe und inhaltsreiche kriechende farblose Fäden, die wohl als Rhizom bezeichnet werden können. Zahlreiche Rhizoiden heften es an der Unterlage fest und hüllen es auch ein. Die ersten Anlagen der aufrechten Sprosse werden als eine Gruppe von grünen Fäden sichtbar (Fig. 253, *1*), die sich dann zu dem gestielten Thallus verweben (Fig. 253, *2*). Das Wachstum des Randes verfolgt man bei Neapel im September—Oktober leicht. Um diese Zeit tragen die oberen Ränder der Fahnen eine einzige Lage parallel verlaufender Fäden, welche sich ab und zu dichotom verzweigen. Zunächst fluten sie wie Fransen im Wasser, bald aber treten an diesen Längsfäden, ziemlich zahlreiche Seitenzweige auf und wachsen quer über sie hinweg (Fig. 253, *3*). Das erfolgt auf beiden Seiten des Thallus. Die Zweiglein drängen sich aber auch senkrecht zur Fläche zwischen den Längsfäden hindurch und so entsteht eine Struktur, wie sie Kette und Einschlag eines Gewebes darstellen. So regelmäßig wie ein Kunstgewebe ist die Sache freilich schon deswegen nicht, weil die Längsfäden sehr stark aus ihrer ursprünglich parallelen und ebenen Lage herausgebracht werden.

Mögen die Querfäden verlaufen wie sie wollen, nach einigen Krümmungen treten sie mit ihren Spitzen fast alle an die Oberfläche der grünen Spreite und wachsen hier regelmäßig oder unregelmäßig lappig aus (Fig. 253, *4*, *5*). Die Lappen legen sich aneinander oder greifen auch zackig ineinander (Fig. 253, *5*), und damit entsteht eine Rindenschicht, welche der Epidermis dikotyler Pflanzen nicht unähnlich sieht. Nägeli legte das im Jahre 1847 völlig klar. Spätere Forscher (Küster, Ernst, Gepp u. a.) bestätigten seine Angaben.

Die konzentrischen Zonen auf den Spreiten der Udotea sind bedingt durch reichlichere Verzweigung der Rindenäste an diesen Stellen; sie können über die Fläche hervortreten, gelegentlich auch lange, lose Fäden entsenden.

U. Desfontainei ist unverkalkt, ihr fast gleich gebaut sind U. argentea und einige nahe Verwandte. Diese aber sind stark verkalkt. Sie daraufhin generisch zu trennen, wie A. und E. S. Gepp das tun, scheint mir nicht zweckmäßig. Die Verkalkung ist offenbar ein sekundäres Merkmal, das gilt auch für andere Gattungen in dieser Familie.

Manche Udotea-Arten sind auf dem Flabellum unberindet, bestehen also dort nur aus einer oder mehreren Lagen von Längsfäden. Der Stiel aber dürfte bei allen in Rede stehenden Arten berindet sein. Eine Anzahl längs verlaufender (Mark-) Fäden liefert durch seitliche Verzweigung zahlreiche radiär gestellte Ästchen, welche nach mehrfacher Gabelung zu einem dichten Rindenmantel zusammenschließen. Fig. 253, *6* zeigt, daß dieser nicht sehr regelmäßig ist.

Udotea javensis, die Vertreterin des zweiten Udotea-Typus, der vielleicht den anderen Arten ziemlich fern steht (vgl. Gepp), besitzt einen ziemlich dicken Stiel, der aus einer einzigen Zelle ohne Querwände besteht. Von dem

Scheitel derselben strahlen fächerförmig dichotom verzweigte Fäden aus (Fig. 254, *1*), welche dicht zusammenschließen. Sie werden durch zwischengelagerte Kalkmassen verbunden und gefestigt. Querlaufende Seitenzweiglein sind nicht vorhanden. Der Stiel wird später durch Rhizoiden umwachsen. Diese sind bei anderen Arten noch ausgiebiger vertreten, und bei solchen können auch noch mancherlei abweichende Strukturen gegeben sein.

An U. javensis reiht sich unschwer u. a. Rhipocephalus (Fig 254, *2*). Der verkalkte Stiel enthält zahlreiche Längsfäden, welche am Scheitel gemeinsam



Fig. 254 n. Gepp. *1 Udotea javensis*, junge Pflanze. *2 Rhipocephalus*. *3 Tydemannia*.

wachsen. Nach voraufgegangener Gabelung biegen viele seitlich aus und werden durch Verzweigung in einer Ebene zu Flabellen, welche einer einzelnen Spreite von Udotea javensis fast aufs Haar gleichen. Tydemannia hat einen einzigen großen Faden mit Einschnürungen, aber ohne Querwände; an diesem entstehen reichlich Blättchen wie die von Udotea javensis (Fig. 254, *3*), oben aber bilden sich Haufen oder Ringe unregelmäßig liegender, ineinander geschobener Äste. Damit sind die Eigenschaften der oben genannten Udotea mit denen eines Penicillus an der gleichen Pflanze vereinigt. Diese Gattung dürfte den Höhepunkt der Entwicklung in einer bestimmten Richtung bilden.

Nicht uninteressant ist die von Weber van Bosse beschriebene Gattung Pseudocodium. Sie ähnelt äußerlich dem in Fig. 257 wiedergegebenen Codium. Ein Schnitt durch die wachsenden Scheitelpartien zeigt in der Mitte ein Bündel von Längs- (Achsen-) Fäden, welche unten wohl durch Schleim getrennt sind, oben aber fest zusammenschließen (Fig, 256, *6*). Die Fäden verlängern sich in der Hauptrichtung des Sprosses durch Spitzenwachstum, außerdem geben sie durch seitliche Verzweigung kurze Äste ab, die sich alle nach auswärts kehren. Indem diese sämtlich auf gleicher Höhe endigen und an der Spitze blasig anschwellen, liefern sie eine feste, fast



Fig. 255. *Halimeda Tuna.* Orig.

pallisadenartige Rinde, die in der Aufsicht aus annähernd gleichen polygonalen Elementen aufgebaut wird — Facettenrinde. Mir scheint, die Ähnlichkeit mit dem Stielbau der Udotea-Arten liege auf der Hand (vgl. Fig. 253, *6*), der Unterschied besteht wohl nur in der reicheren Verzweigung der radiären Rindenfäden bei Udotea.

Fast genau wie Pseudocodium wächst Halimeda an ihrem Scheitel, aber sie weicht durch ihren gegliederten Thallus, der in gewissem Sinne an Cymopolia erinnert, von ihm doch ganz erheblich ab. Die Pflanzen sind (Askenasy, Barton, Howe, Börgesen, Gepp u. a.) meist stark mit Kalk inkrustiert, doch setzt

der harte Überzug in bestimmten Abständen an verschmälerten Stellen des Thallus aus und bedingt so eine starke Beweglichkeit der Einzelglieder. Man kann zwei Extreme unterscheiden, Halimeda incrassata und manche andere (Börgesen, Barton, Howe), runden ihre Glieder fast völlig ab

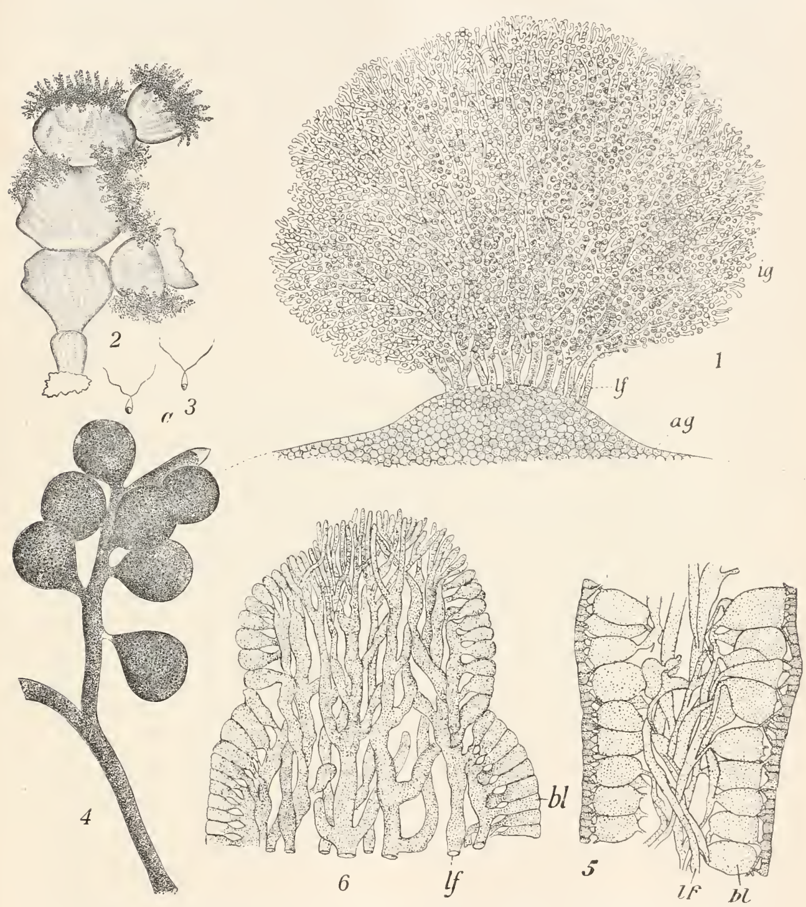


Fig. 256. *1 Halimeda Tuna*, junger Sproß, Orig. *2* dieselbe, Sproßstück, mit seitlich hervorbrechenden Sporangienständen. *3* Schwärmer. *4* Sporangienstand n. Derbès u. Solier. *5 Halimeda discoidea*, Längsschnitt des Thallus n. Howe. *6 Pseudocodium*, Längsschnitt durch den Scheitel n. Weber van Bosse. *ag* altes Glied. *ig* junges Glied des Thallus. *lf* Längsfaden. *bl* Rindenblasen.

und erinnern damit ganz besonders, wie schon erwähnt, an Cymopolia, andere Arten aber (Typus: Halimeda Tuna Fig. 255) flachen die Thallusabschnitte dermaßen ab, daß sie an Opuntien erinnern. Die Gliederflächen liegen ursprünglich wohl alle in einer Ebene, später mögen Verschiebungen eintreten.

Die gerundeten und wohl auch ein Teil der abgeflachten Formen stehen aufrecht im Wasser und senden ein gewaltiges Büschel von Wurzelfäden in den schlammigen oder sandigen Grund tropischer Meere (Lagunen usw.), um die Bodenpartikelchen zu umklammern. Andere Arten aber mit flachen Thallomen haben eine mehr oder weniger horizontale bzw. hängende Lage. Man kann sich z. B. an den Hafenmolen von Pozzuoli leicht überzeugen, daß die Algen dort, an dem senkrechten Gestein angeheftet, ihre flachen Zweige meist schräg nach abwärts gekehrt in das Wasser hinaussenden. Demgemäß pflegt auch die Oberseite der Zweige intensiver grün gefärbt zu sein als die Unterseite. Die Exemplare, welche das Schleppnetz von den Secchen heraufbefördert, dürften ihre Zweige flach auf dem Kalkgestein ausgebreitet haben.

Im Herbst trifft man bei Neapel reichlich die austreibenden Exemplare der Halimeda. Dann brechen aus den apikalen Kanten der alten Glieder Längsfäden (*lf* Fig. 256, *1*) in nennenswerter Anzahl hervor, verzweigen sich dichotom in einer Ebene, welche durch die Fläche des alten Gliedes gegeben ist, und breiten sich in dieser strahlig aus. Später setzen die Längsfäden Zweiglein senkrecht zur Verzweigungsebene an, diese verästeln sich mehrfach und schließen dann zu einer Facettenrinde (Fig. 256, *1*, bei *ag*) zusammen, die nicht bloß an Pseudocodium, sondern auch an die Dasycladeen erinnert. Es schwellen — bei verschiedenen Arten etwas verschieden — die letzten und auch die vorletzten Auszweigungen blasig auf (Fig. 256, *5*), es verkalken die radialen Wände der Facetten, die tangentialen Außenwände dagegen bleiben frei; so bleiben Waben übrig, wenn die Glieder zerfallen und die organische Masse fault.

Die Längsfäden stellen natürlich ihr Wachstum ein, wenn das neue Thallusglied annähernd seinen endgiltigen Umfang erreicht hat. Ihre Spitzen schwellen dann auch etwas auf, legen sich dicht aneinander und nun werden (Gepp, Barton) Verbindungen durch Poren hergestellt, die in den einzelnen Arten etwas verschieden sind. Bald handelt es sich um paarweise Vereinigung, bald um viel weitergehende allseitige Verschmelzung. Aus den so kombinierten Zellen gehen dann bei erneutem Austreiben die Längsfäden der jungen Glieder hervor.

Dort, wo die Längsfäden an die alten Glieder ansetzen, bleibt die Zweigbildung aus (*lf* Fig. 256, *1*), sie verdicken sich an diesen Stellen und stellen nun gleichsam ein Bündel sklerenchymatischer Elemente dar — das Gelenk, welches die Bewegungen der starren Glieder ermöglicht.

Codium ist in seinen einzelnen Arten recht verschieden gestaltet, C. Bursa u. adhaerens bilden mehr oder weniger feste, kugelig gerundete Polster (oft faustgroß), welche dem Gestein direkt aufsitzen. Codium tomentosum, elongatum u. a. dagegen stellen reich verzweigte Büsche dar (Fig. 257), die im Wasser fluten. Sie sind mit einer Haftscheibe am Substrat festgelegt, während Cod. Bursa, soviel ich sehe, zahlreiche isolierte Rhizoiden besitzt.

Der Bau von Codium erinnert stark an Pseudocodium. Das Mark — besser der Zentralkörper — besteht aus ziemlich dünnen, fast hyphenähnlichen Fäden, welche teils längs, teils quer verlaufen; die Rinde wird aufgebaut aus blasigen Gebilden, die Küster nicht übel als Palissadenschläuche bezeichnet. Im Gegensatz zu Pseudocodium lösen sich diese sehr leicht, z. B. durch Druck voneinander und werden nun als große Keulen von der in Fig. 258 wiedergegebenen Form erkannt. Das periphere Ende der Schläuche trägt mit Chromatophoren versehene „Haare“ (Fig. 258, *2*). Dieselben werden nach Küster bei den Mittelmeer-Codien an ihrer Basis

nicht durch einen ringförmigen, sondern durch einen einseitig vordringenden Wulst abgegliedert. HURD bestreitet das für C. mucronatum. Die Haare sind hinfällig, werden aber wahrscheinlich periodisch erneuert und überziehen zeitweilig die Codiumsprosse mit einem dichten Pelz (C. tomentosum). Alte Rindenschläuche sind meistens in einer bestimmten Region mit zahlreichen Narben oder Stummeln der Haare bedeckt (Fig. 258, *2 n*).

Die Wand der Rindenschläuche ist an dem auswärts gekehrten Ende, wo sie das Seewasser direkt berührt, ziemlich derb, im Innern des Gewebes wird sie dünner. Der Inhalt der Palissaden ist der übliche, doch wird von DIXON angegeben, daß die große Vakuole von schleimähnlichen Substanzen in einem Strange längs durchzogen wird. Die Chromatophoren sammeln sich natürlich besonders außen an.



Fig. 257. *Codium tomentosum*. Orig.

Dort wo die Fäden des Zentralkörpers in die dicken Rindenschläuche übergehen (Fig. 258, *1*, *2*), findet ein Abschluß durch die Wülste, Pfropfen, Zellwände oder wie man sie sonst nennen will, statt, die wir in Fig. 250, *4* wiedergaben und auf S. 387 beschrieben haben.

Ein ausgeprägter Vegetationspunkt ist bei Codium nicht vorhanden, wenn auch die buschigen Formen vorzugsweise an der Spitze wachsen. Die Vermehrung der Gewebeelemente findet vielmehr an den verschiedensten Orten statt durch Einschub neuer Palissadenschläuche zwischen die alten. Letztere treiben nahe an ihrer Basis einen oder mehrere Seitenzweige; diese werden durch den bekannten Ringwulst abgeschnitten und können sich dann

unmittelbar nebenan zwischen die erwachsenen Schläuche einschieben (Fig. 258, *1*). Das geschieht indes seltener, häufiger wird der basale Seitenzweig der Rindenblase zu einem hyphenähnlichen Faden, welcher ein Stück weit, etwa an der Grenze von Zentralkörper und Rinde, hinwächst und dann erst nach auswärts umbiegt, um sich zwischen zwei Palissaden einzuklemmen und dann auch seinerseits anzuschwellen.

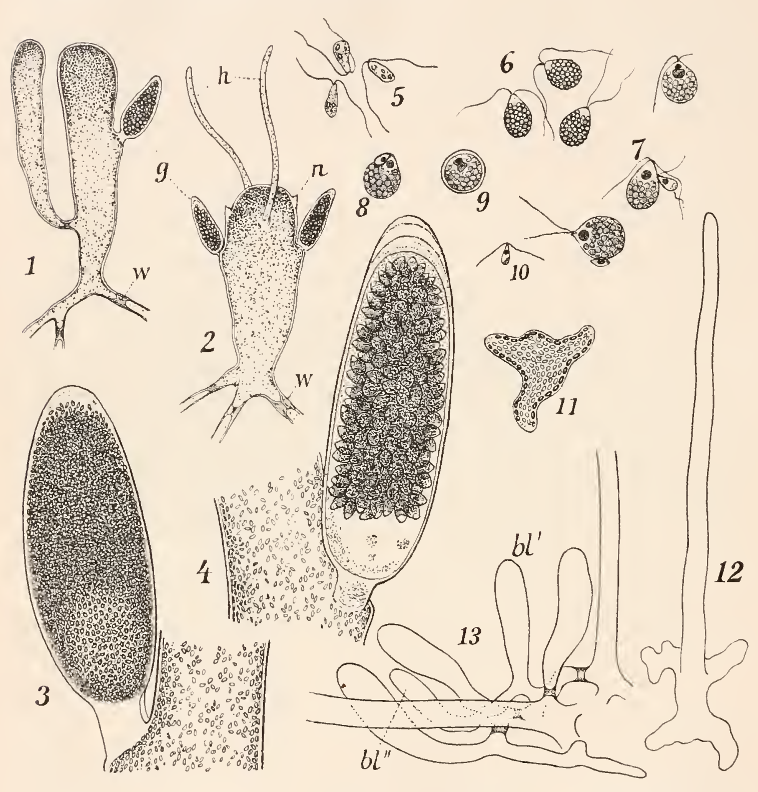


Fig. 258. *Codium tomentosum* n. BERTHOLD u. THURET. *1*, *2* Rindenschläuche mit Gametangien (*g*). Orig. BERTHOLD. *3* männl., *4* weibl. Gametangium. *5* männl., *6* weibl. Gameten. Orig. *7*, *8* Kopulation derselben. Orig. *9* Zygote. Orig. *10* männl. Gamet. *11*—*13* Keimlinge. Orig. BERTHOLD. *h* Haare. *n* Haarnarben. *w* Wand. *bl* Blasen.

Nach diesen Befunden baut sich das ganze Fadensystem in einem Codiumthallus sympodial auf. Das ist schon an den Keimlingen sichtbar, über die mir BERTHOLD (Mskr.) Mitteilung machte, Aus der Zygote resultiert ein vertikaler Sproß (Fig. 258, *12*), der mit lappiger Scheibe auf dem Substrat festsitzt. An der Basis derselben (Fig. 258, *13*) brechen seitwärts dünne Fäden hervor, welche recht bald Blasen (*bl'*) bilden, um dann ihrerseits wiederum basal auszusprossen. Soweit BERTHOLD. TOBLER fand

etwas ältere Stufen. Nach ihm entsteht „ein wirres Knäuel von dünnen hyphenartigen Elementen mit unregelmäßig gestellten Blasen“; später aber beginnen sich die Blasen um ein Zentrum zu gruppieren, und daraus ergibt sich dann ein kuppenartiges Gebilde, die erste Andeutung der Thallusspitze von Codium tomentosum. Aus den isolierten Rindenblasen sah TOBLER ebenfalls junge Pflanzen von der geschilderten Form hervorgehen.

Gemäß ihrer Entstehung üben die Palissadenschläuche einen erheblichen Druck aufeinander aus, diese Rindenspannung gibt sich z. B. bei Codium Bursa durch starke Krümmungen zu erkennen, wenn man die Polster entsprechend zerschneidet.

Mögen ältere Angaben voraufgegangen sein, z. B. von THURET, so hat doch meines Wissens ARCANGELI das Wesentliche zuerst richtig beobachtet. Auf seinen Untersuchungen, wie auf Notizen von BERTHOLD, gründet sich unsere Darstellung. Angaben von ASKENASY, KÜSTER, HURD, TOBLER, GEPP u. a. kamen hinzu.

Fortpflanzung.

Über die Fortpflanzung der Codiaceen sind wir mangelhaft unterrichtet. Spärliche Andeutungen über Penicillus, Udotea u. a. sind höchst unsicher. Bei Halimeda kennt man durch SCHMITZ u. a. Schwärmer mit zwei Cilien, welche recht klein sind. Ihre Kopulation wurde nicht beobachtet. Sie gingen sehr rasch ohne Membranbildung zugrunde. Deshalb vermutet SCHMITZ wohl nicht ganz mit Unrecht, daß hier unvollständig bekannte Gameten vorliegen.

Die Gametangien bzw. Sporangien der Halimeda wurden in älterer Zeit von DERBÈS und SOLIER, wie auch von SCHMITZ nur sehr spärlich beobachtet, neuerdings wurden sie von GEPP und besonders von HOWE in größeren Mengen gefunden. Zeit des Fruchtens ist der Sommer im Mittelmeer, das Frühjahr an den Küsten von Porto Rico.

Die Sporangien oder deren Träger, die Sporangiophore, treten vorzugsweise an den oberen Rändern der verkalkten Glieder hervor (Fig. 256, *2*), können aber auch bei gewissen Arten aus der Fläche zum Vorschein kommen. Im ersten Fall wachsen die oben (S. 396) beschriebenen, verschmolzenen Enden der Längsfäden aus als ob es ein neues Glied geben sollte, im zweiten Fall treiben Mark- oder Rindenfäden einfach längere Gebilde (GEPP, HOWE), die dann über die Oberfläche hervortreten. Die freien Fäden verzweigen sich ein- oder mehrmals dichotom, dann schwellen sie an den Enden kugelig an oder sie treiben in größerer Zahl seitliche Kugeln (Fig. 256, *4*). Fast alles Plasma wandert aus den verkalkten Gliedern in die außen gelegenen Sporangien, erstere erscheinen dann fast weiß, letztere intensiv grün. Die Schwärmer treten aus unregelmäßigen Rissen aus. Nach älteren Angaben werden die Sporangienträger nicht von den sie erzeugenden Fäden durch Wände usw. getrennt, ja die Zoosporenbildung soll sogar bis auf die Markfäden zurückgreifen. HOWE dagegen gibt an, daß an der Basis der Sporangiophore ein Pfropf gebildet werde ähnlich wie bei Codium. Vielleicht verhalten sich verschiedene Arten verschieden.

An Aurainvillea fand HOWE einmal Gebilde, welche er als Aplanosporen anspricht. Über die Oberfläche des Thallus treten keulenförmige Sporangien vor, welche nichts anders sind als umgewandelte, durch Gabelung entstandene Zweige. In denselben entstehen meist vier annähernd kugelige große Zellen, die Aplanosporen. Weiteres ist bislang nicht gefunden.

Codium selbst ist die einzige Gattung unserer Familie, deren Fortpflanzung einigermaßen bekannt ist. An den Palissadenschläuchen entstehen

seitlich (Thuret, Derbès und Solier) annähernd eiförmige Gametangien (Fig. 258, *1*, *2*), welche durch eine Wand von der Mutterachse abgetrennt werden (Fig. 258, *4*, *5*).

Diese Wand wird wie immer in Gestalt eines dicken Ringwulstes angelegt, später aber lagert sich noch beiderseits eine Zelluloselamelle quer über jenen Wulst, wie das später für Bryopsis genauer geschildert werden soll (vgl. Fig. 263).

Man unterscheidet leicht Makrogametangien, welche, intensiv grün, fast schwarz gefärbt, aus ihrem aufquellenden Scheitel große weibliche Gameten entlassen und Mikrogametangien, welche gelb gefärbt sind und unzählige

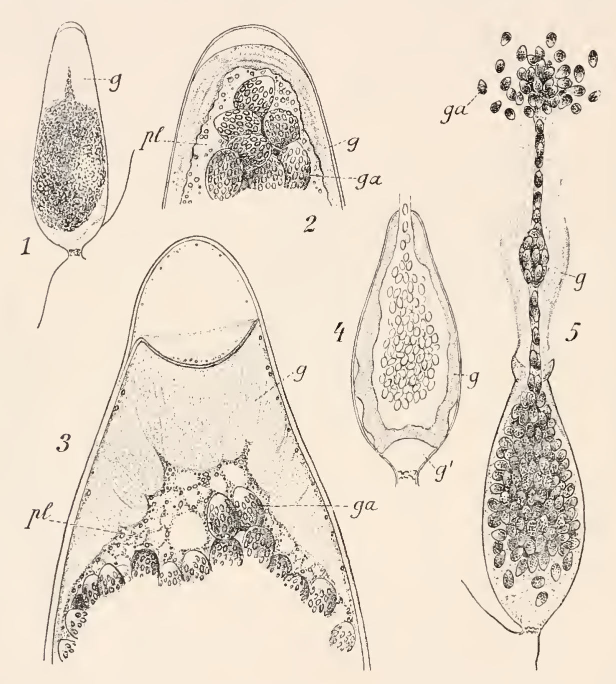


Fig. 259. *Codium elongatum* resp. *Cod. Bursa* (*4*). Orig. Berthold. *1*—*3* Gametangien, Vorbereitung zur Entleerung. *4*, *5* Entleerung der Gameten. *g* u. *g'* Gallerte. *pl* Plasma (Periplasma). *ga* Gameten.

kleine männliche Schwärmer produzieren. Beiderlei Organe pflegen auf verschiedene Individuen verteilt zu sein, doch sind Ausnahmen von dieser Regel nicht selten.

Die Gameten entstehen, wie in vielen anderen Fällen, durch Herausmodellieren aus dem Plasma, wobei Periplasma (Fig. 259, *3*, *pl*) in ziemlichem Umfange übrig bleibt. Die Entleerung geschieht unter Vermittlung eigenartiger Schleimschichten. Berthold, der mir diese Sachen im Manuskript mitteilte, fand bei Codium Bursa nicht blos an der Basis der Gametangien eine hyaline linsenartige Substanz (*g'* Fig. 259, *4*), sondern auch

eine dicke Gallertschicht (*g*) zwischen Schwärmermasse und Wand, welche an Volumen langsam zunahm, als die beweglichen Zellchen austraten. Bei Codium elongatum wird am Oberende des Gametangiums eine kappenartige Schleimschicht angelagert (*g* Fig. 259, *2*), welche am Scheitel recht dick ist, sich aber gegen die Basis auskeilt. Unmittelbar vor der Öffnung quellen jene Schleimmassen stark auf (Fig. 259, *1*, *3*) und zeigen dabei eigenartig radiäre Streifungen. Die Quellung kann soweit gehen, daß fast die ganze Spitze des Gametangiums mit Schleim gefüllt ist. Nun öffnet sich dieses am Scheitel und die Schwärmer treten durch die quellenden Haut- und Schleinmmassen wie durch einen Kanal heraus (Fig. 259, *5*).

Die männlichen Zellen lassen außer den Geißeln, dem Kern usw. nur ein ganz kleines, verfärbtes Chromatophor erkennen (Fig. 258, *10*), die weiblichen führen zahlreiche Chromatophoren mit Stärke. Der Kern liegt vorn am farblosen Ende (Fig. 258, *7*).

Schon Berthold hatte gezeigt, daß nur dann Keimpflanzen von Codium zu erhalten sind, wenn man männliche und weibliche Exemplare zusammen kultiviert. Ich habe dann im September 1896 die Kopulation in der beistehend skizzierten Weise, die einer weiteren Erörterung kaum bedarf, beobachtet (Fig. 258). Der Austritt der Sexualorgane beginnt nachts zwischen 12 und 1 Uhr; er ist meistens rasch beendet, dauert aber einige Stunden fort, wenn man die Pflanzen wiederholt in frisches Wasser bringt. Die Gameten sanken sehr rasch zu Boden und es war nicht schwer, um die angegebene Zeit alle Verschmelzungsstufen zu finden, wenn man Objektträger auf den Boden der Kulturgefäße legte und dieselben später heraufholte.

Die Zygoten keimen sofort in der bereits S. 398 angegebenen Weise.

Went u. a. geben an, daß die Makrozoosporen allein keimen. Hurd fand nur weibliche Exemplare bei Codium mucronatum, so ist möglicher Weise hier und da Parthenogenesis vorhanden (s. Collins).

Ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane sind bei Codium nicht bekannt, und auch bei der Menge der Gameten entbehrlich. Die Rindenblasen können wie schon erwähnt, zu neuen Pflanzen werden, nicht aber andere Teile des Thallus.

Die Fortpflanzung der Udotea bleibt rätselhaft.

Daß die verkalkten Halimeden auch fossil vorkommen, ist kaum wunderbar. Steinmanns Boueïna z. B. ist eine Form, welche den gerundeten Halimeda-Arten wohl recht nahe steht.

Von Interesse ist in dieser Beziehung auch ein Bericht von Sollas und seinen Mitarbeitern. Die isolierten Glieder der an Koralleninseln lebenden Halimeden geraten nach dem Absterben oft in großen Mengen auf den Boden der zwischenliegenden Lagunen und werden in dem Gestein angetroffen, welches sich dort bildete; s. a. Chapman und Mawson.

Über andere fossile Algen aus unserer Gruppe berichten Rothpletz, Glück u. a.

2. Bryopsidaceae.

Die Familie wird gebildet durch die beiden Gattungen Bryopsis und Pseudobryopsis. Letztere wurde von Berthold (Mskr.) neu aufgestellt; sie unterscheidet sich von der ersteren nur durch die Fortpflanzungsweise, nicht durch den Wuchs.

Die Algen sind in wärmeren Meeren ziemlich reichlich vertreten und dringen auch vereinzelt gegen Norden vor. Sie lieben, nach den Befunden im Mittelmeer zu schließen, Plätze in der Nähe des Wasserniveaus, an welchen mäßig starke Bewegung herrscht. Hier bilden sie ziemlich ausgedehnte Büsche oder Rasen.

Die aufrechten Sprosse erheben sich von kriechenden, rhizomähnlichen Fäden (Fig. 260), und da sie selber an ihrer Basis wiederum solche entsenden, wird der Rasenwuchs leicht verständlich.

Die Hauptstämme der vertikalen Triebe erreichen oft mehr als Borstendicke, in den unteren Regionen sind sie nackt, in den oberen aber meistens reich verzweigt. Im einfachsten Falle trägt der Stamm nur Kurztriebe, vielfach aber entwickelt er eine oder zwei Generationen von Langtrieben,



Fig. 260. *Bryopsis* spec. Basis aufrechter Sprosse mit kriechenden Seitenästen. Orig. Präp. Gruber.

die dann ihrerseits erst Kurztriebe machen. Da in den Sproßsystemen aller Ordnungen die oberen Zweiglein stets kürzer sind als die unteren, resultiert aus diesem Wachstum ein zierlicher Coniferenhabitus (Fig. 261).

Die Verzweigung erfolgt in der Regel in einer Ebene, Abweichungen sind nicht ganz selten; bei der nämlichen Art können bilaterale und radiäre Verzweigungen wechseln — vielleicht nach dem Standort?

Querwände, welche irgendeinen Teil der Pflanze im vegetativen Zustand abgliederten, sind bei Bryopsis nicht vorhanden. Die Hauptachsen wachsen einfach an ihrer Spitze fort und die Seitenorgane treten als knopfförmige Vorstülpungen in die Erscheinung.

Erst wenn bei Bryopsis die Fiedern sich zu Gametangien umwandeln, werden sie durch Querwände, die weiter unten zu beschreiben sind, abgegliedert.

Berthold (Mskr.) zeigte aber, daß Pseudobryopsis (Fig. 262) seine Kurztriebe schon im vegetativen Zustande durch basale „Querwände" abschließt, ebenso wie später die Gametangien.

Die Bryopsispflanze enthält wie alle Siphonales einen großen Saftraum, welchen ein wandständiges Plasma umgibt. In diesem liegen wieder zahlreiche Chromatophoren, die mit ihren ovalen bis breit spindelförmigen Umrissen und dem großen Pyrenoid in der Mitte recht charakteristisch sind. Die zahlreichen Kerne, welche sich mitotisch vermehren, liegen meistens in den von den Chloroplasten gelassenen Lücken.

Noll fand im Zellsafte schwimmend kugelige Körper, welche Eiweißreaktionen geben und wohl Reservestoffe darstellen. Sie treten bei Verwundungen aus den Schläuchen heraus und unter ihrem Schutze hat die Neubildung der Wand statt. Küsters Meinung, die Kugeln würden erst bei Verletzung gebildet, erweist Noll als unrichtig. Neben diesen Kugeln findet Noll noch spindelige Körper, die büschelig vereinigt sein können. Auch sie dürften aus Eiweiß bestehen. Die Zellwand besteht bei Bryopsis aus Callose, Pektin und Zellulose, letztere scheint bei Pseudobryopsis zu fehlen.

Eine ungeschlechtliche Fortpflanzung ist bei den Bryopsideen kaum bekannt, um so reichlicher setzt die geschlechtliche — im Mittelmeer gewöhnlich in den Frühlingsmonaten (Februar-April) — ein. Schon Thuret fand die größeren weiblichen, Pringsheim später die kleinen männlichen Gameten. Ihre Kopulation freilich fand zuerst Berthold im Jahre 1880, und ohne von seinen (damals nicht publizierten) Beobachtungen Kenntnis zu haben, verfolgte ich den Prozeß im Jahre 1896.

Die Gameten sind spitz birnförmig, sie besitzen zwei Wimpern; die weiblichen, zirka dreifach so groß als die männlichen, führen am Hinterende ein ziemlich großes Chromatophor mit einem Pyrenoid, während die männlichen nur einen ganz kleinen, gelblichen Chloroplasten besitzen (Fig. 262, *3*, *5 a*). Der Kern liegt normal.

In feuchten Kammern, in welche je ein männliches und ein weibliches Exemplar von Bryopsis plumosa eingebracht war, beobachtete ich den Austritt der Gameten bei Tagesgrauen (etwa um 5 Uhr). Die Weibchen waren allein

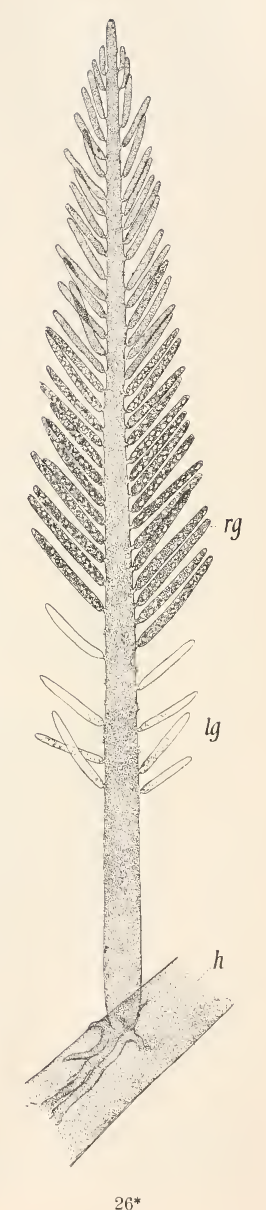


Fig. 261. *Bryopsis cupressoides.* Orig. Gefiederter Seitensproß, welcher am Hauptsproß (*h*) einige Rhizoiden gebildet hat. *rg* reife Gametangien. *lg* leere Gametangien.

mäßig lebhaft, sobald aber auch männliche Schwärmer frei geworden waren, begann eine wilde Bewegung. Diese wurde aber bei vielen Weibchen bald wieder etwas gehemmt, weil ihnen helle Körperchen — die männlichen Gameten — anhafteten. Setzt man nämlich in diesem Moment Jod hinzu, so findet man die ersten Kopulationsstadien, wie sie in Fig. 262, *3* und *5 a* wiedergegeben sind. Besonders häufig ist die Verschmelzung an der Spitze, doch kann die Vereinigung überall statthaben.

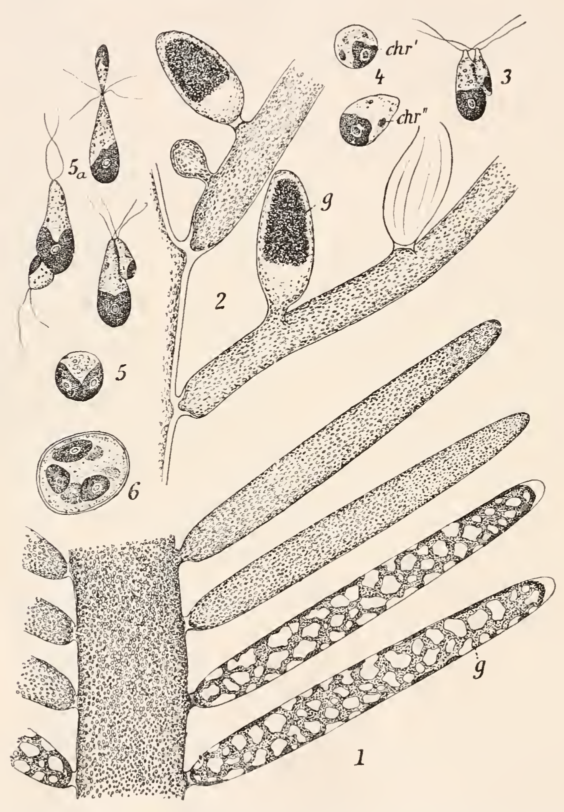


Fig. 262. *1 Bryopsis cupressoïdes.* Stück eines Sprosses mit fast reifen Gametangien (*g*). Orig. *2 Pseudobryopsis.* Fiederzweige mit Gametangien. Orig. BERTHOLD. *3* Kopulation der Gameten. Orig. BERTHOLD. *5a* dasselbe. Orig. OLTMANNS. *4* Zygoten, kurz nach der Verschmelzung. *chr'* Chromatophor des Weibchens. *chr''* Chrom. des Männchens. *5* Zygote, welche bereits ihr Chromatophor verdoppelt hat. *6* Keimung derselben.

BERTHOLD konnte das Ausschlüpfen der Gameten durch Verdunkelung auf eine spätere Tageszeit verlegen; er sah die Kopulation, wenn er die anfänglich getrennten männlichen und weiblichen Schwärmer mit einer Pipette in irgend einem Gefäß vereinigte.

Nach der Vereinigung beider Schwärmer, die an sich nichts besonderes bietet, die im übrigen bei Br. cupressoides, plumosa und Pseudobryopsis nachgewiesen wurde, rundet sich das Kopulationsprodukt ab, und diese Zygote kann alsbald keimen (Fig. 262, *5*, *6*).

Berthold sah dann auch, daß die ursprünglich einfachen Keimschläuche auf dem Substrat hinkriechend sich verzweigen, und konnte an jungen Pflanzen im Freien sehen, daß sich aus ihnen später die „Pennulae" erheben.

Andeutungen der Kopulation sah wohl schon Pringsheim. Thuret aber behauptet, daß die großen Schwärmer direkt keimen. Daß der exakte Beobachter die Männchen übersehen habe, ist nach den Erfahrungen bei Cutleria kaum anzunehmen, Parthenogenesis wäre nicht ausgeschlossen. Das letztere erwähne ich, weil in meinen Kulturen unbefruchtete Weibchen sich abrundeten und bis zu 8 Tagen am Leben blieben (sie scheinen sogar eine zarte Membran auszuscheiden) und weil außerdem nicht alle weiblichen Gameten genau gleich waren: etwas größere und ein wenig langsamer bewegliche fanden sich neben kleineren und rascheren. Die Unterschiede in der Bewegung und auch in der Lichtempfindlichkeit waren deutlich, aber nicht sehr erheblich. Weiteres konnte ich nicht verfolgen.

Die Gameten entstehen bei Bryopsis in den als Kurztrieb ausgebildeten Fiederästen (Fig. 261 und 262). Der Prozeß beginnt an den unteren Paaren und schreitet gegen die Spitze vor; es reifen meistens deren mehrere (5—10) gleichzeitig, dann folgt eine Pause von einigen Tagen, worauf wieder eine ähnliche Zahl von Gametangien entleert wird. In dieser Weise werden dann im Laufe des Frühlings fast alle Kurztriebe verbraucht.

Bei Bryopsis Penicillum und Br. Halymeniae nehmen Stammteile an der Gametenbildung teil (Berthold Manuskript). Pseudobryopsis myura Berth. unterscheidet sich scharf von Bryopsis, hier entstehen die Gameten nicht in den ziemlich langen, allseitig entwickelten Kurztrieben, sondern in ei-birnförmigen Gametangien, welche aus den unteren Fiedern nahe an deren Basis seitlich hervorsprossen (Fig. 262, *2*) und denen von Codium ungemein gleichen.

Bei den meisten Bryopsideen sind männliche und weibliche Organe auf verschiedene Individuen verteilt, doch macht Berthold darauf aufmerksam, daß Br. pulvinata einhäusig ist und sogar in ein und derselben Fieder, auf verschiedene Regionen verteilt, Männchen und Weibchen entwickeln kann.

Die Umbildung der Fiedern zu Gametangien beginnt mit deren Abtrennung von der Hauptachse. Wo diese unterbleibt, greift die Gametenbildung auf die Hauptachsen über (s. oben). Der Abschluß wird eingeleitet durch Ringwulste an der Basis der Fiedern (Fig. 263, *1*), diese vergrößern sich unter Quellung bestimmter Teile und verengern in bekannter Weise das Lumen der Zelle, aber sie schließen es nicht ab. Nun wird aber der Plasmastrang, welcher das Diaphragma durchsetzt, zerrissen und es entstehen zwei leicht gebogene Wände (ms_1, ms_2, Fig. 263), welche dem Plasma der Hauptachse einerseits, dem des Gametangiums anderseits anliegen. Zwischen sich lassen sie die Wulste des Diaphragmas, und dieses verschleimt nun in der Regel, um das zu bilden, was Noll als Verschlußmasse bezeichnet hatte (Fig. 263, *4*). Notwendig ist das freilich nicht, bisweilen bleibt der Ringwulst klein, die Trennungswände laufen dann so über ihn hinweg, wie es Fig. 263, *3* angibt. So stellt Mirande die Sache dar, und durch seine Befunde werden wohl ältere Angaben von Strasburger, Berthold usw. ergänzt. Pseudobryopsis ist ähnlich, nur wachsen hier die

Wulste so weit einwärts, daß nur noch ein dünner Plasmafaden das Diaphragma durchsetzt, dann aber wird auf jeder Seite desselben eine Wand entwickelt, wie vorher (Fig. 263, la_2).

Im Innern des jungen Gametangiums schreitet die Anhäufung von Protoplasma, welche schon vor dessen Abtrennung sichtbar war, auch nachher noch erheblich fort; besonders an der Spitze wird dieselbe recht ansehnlich, während die zentrale Vakuole etwas gegen die Basis rückt. Späterhin verteilt sich die Plasmamasse mit ihren Einschlüssen überall gleichmäßig um die Vakuole. Hand in Hand damit wird das Protoplasma schaumig, die Kerne vermehren sich auf mitotischem Wege und die Chromato-

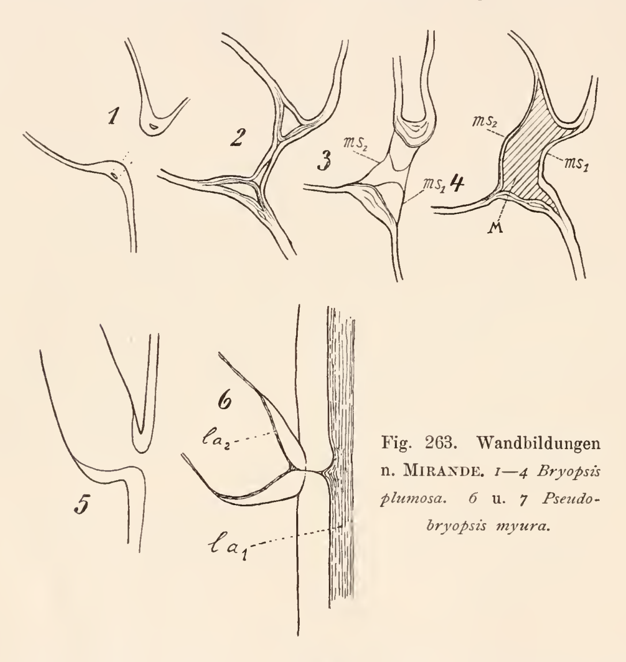


Fig. 263. Wandbildungen n. MIRANDE. *1—4 Bryopsis plumosa.* 6 u. 7 *Pseudobryopsis myura.*

phoren teilen sich wiederholt — natürlich in den männlichen Gametangien häufiger als in den weiblichen. Dabei gehen in jenen die Pyrenoide verloren, während sie in den weiblichen Behältern, soweit ich sehe, erhalten bleiben. Die Farbkörper verlassen bei alledem ihren Platz nahe der Zellwand, wie das auch für andere Fälle beschrieben ist. Ist das alles vollzogen, so sieht man vereinzelt helle Flecken auftreten, welche sich bald vermehren, d. h. Plasma, Kerne und Vakuolen ordnen sich zu einem dicksträngigen Netzwerk (262, *1*), das bisweilen ziemlich weit in das Lumen hineinragt — schon PRINGSHEIM beobachtete dasselbe. Diese Netze sah ich in Neapel im Laufe des Mittags oder Nachmittags, dann war abends und in der Nacht äußerlich keine wesentliche Veränderung sichtbar, aber zweifellos vollzog sich während dieser Zeit die Differenzierung der einzelnen Schwärmer, denn gegen Morgen sieht man deren Umrisse deutlich, bald

beginnen sie zu „wackeln", die Bewegung wird lebhafter, die netzförmige Anordnung wird aufgegeben, die ursprünglich in Einzahl vorhandene große Vakuole zerfällt in einige Stücke, welche durch den Stoß der durcheinander zappelnden Gameten oft mit in Bewegung geraten (besonders wenn der Austritt etwas verzögert wird). Inzwischen ist es meistens Tag geworden, die Membran des Gametangiums öffnet sich durch Verquellen an der Spitze und die Gameten treten heraus.

Die Vakuole der männlichen Gametangien enthält meistens einen roten Farbstoff (Phycoerythrin?). Ihm ist im Zusammenwirken mit der gelblichen Farbe der männlichen Gameten die auch äußerlich leicht sichtbare Zinnoberfärbung der männlichen Organe zuzuschreiben. Die weiblichen Gametangien sind auf älteren Stadien an einer dunkelgrünen, etwas ins Blaue oder Graue übergehenden Färbung erkennbar. Vereinzelt sollen auch sie roten Farbstoff führen (Freund).

Nach der Entleerung der Gametangien fallen bei Bryopsis die leeren Hüllen (Fig. 261 *lg*) ab, bei Pseudobryopsis werden die ganzen Fiederäste entfernt, welche jene Organe tragen. Die Loslösung erfolgt stets in der basalen Querwand. Die ehemaligen Ansatzstellen bleiben als Narben sichtbar (Fig. 261).

Eine ungeschlechtliche Vermehrung kann bei Bryopsis durch die Fiederästchen erfolgen. Diese lösen sich nach Noll unter Bildung der üblichen Pfropfen ab, treiben eine zeitlang in der See umher, und wenn sie an irgend einem Substrat gestrandet sind, keimen sie aus. Auch Wright erwähnt ähliches. Wenn ich ihn recht verstehe, würden solche Zweiglein zu unregelmäßigen, gewundenen Schläuchen auskeimen, in diesem Stadium den Winter überdauern und im nächsten Jahre weiter wachsen.

Ob das der einzige Überwinterungsmodus ist, ist mir allerdings fraglich; ich halte es für sicher, daß eine große Zahl der kriechenden Fäden (Fig, 260) ausdauert, welche von der Basis der vertikalen Sprosse ausgehen. Das geht u. a. aus Wrights Angaben hervor.

Über mancherlei physiologische Versuche, zu denen Bryopsis verwandt wurde, berichte ich im allgemeinen Teil.

3. Derbesiaceae.

Die oben genannte Familie mit der einzigen Gattung Derbesia schließe ich, wie es so üblich, an die Bryopsideen an, obwohl eigentlich kein sicherer Nachweis vorhanden ist, daß nahe verwandtschaftliche Beziehungen gegeben sind.

Die Derbesien leben in wärmeren Meeren, wandern aber auch in ein zelnen Vertretern bis in die polaren Regionen.

Wie bei Bryopsis haben wir zunächst (Fig. 264, *2*) kriechende Sprosse, oft mit unregelmäßigen Einschnürungen, von welchen sich dann vertikale Triebe in großer Menge erheben, so daß Rasen (Fig. 264, *1*) von ziemlich dichtem Wuchs zustande kommen. Die aufrechten Fäden sind bei einigen Arten derb, borstig (D. Lamourouxii), bei anderen (D. tenuissima) zarter; sie verzweigen sich ziemlich unregelmäßig, bald spärlich, bald etwas reichlicher. Die Äste werden an ihrer Basis durch Doppelwände abgeschlossen (Fig. 264, *3*).

Die Fäden haben alle von Bryopsis her bekannten Bestandteile, auch die Wand ist gleich gebaut. Auffallend ist die Ähnlichkeit der Chromatophoren bei den meisten Arten. Bei Derbesia neglecta freilich fehlen die

schön ausgebildeten Pyrenoide. Solche werden aber auch bei D. Lamourouxii und D. tenuissima zurückgebildet, wenn man diese (Ernst) bei schwachem Licht zieht. Ähnlich wie bei Bryopsis erscheinen in den Zellen bald Sphaerokristalle oder Fasern von Eiweiß, bald Proteinkristalloide (Ernst), daneben kommt Oxalat in schöner Ausbildung vor. Die Proteinmassen würden nach Golenkin das Fluoreszieren der Derbesien bedingen.

Die Fortpflanzung erfolgt durch Zoosporen (Fig. 264, *5*). Diese sind ziemlich groß, am Vorderende wenig abgeflacht und mit einem Kranz von Geißeln versehen. Letztere sitzen an einem Blepharoplasten, der nach Davis einen Doppelring darstellt. Ein Augenfleck fehlt. Die plättchenförmigen Chromatophoren sind gleichmäßig in größerer Zahl durch die ganze Plasmamasse verteilt (Davis). Ein Kern liegt in der Mitte.

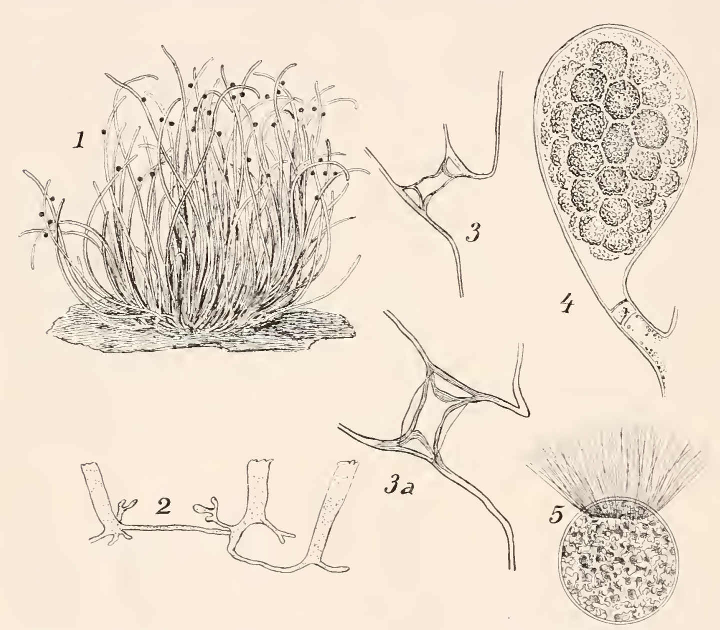


Fig. 264. *1 Derbesia Lamourouxii.* Orig. *2* „Rhizom" von *Derb. Lamourouxii*, Präp. Gruber. *3* Abgliederung des Sporangiums n. Mirande. *4* Zoosporangium von *Derb. marina* Orig. Kuckuck. *5* Zoospore n. Davis.

Die Zoosporangien stellen große, keulige Körper dar, welche als seitliche Ausstülpungen der grünen Fäden entstehen und von diesen wieder durch Doppelwände abgegrenzt werden. Die für die Entstehung dieser von älteren Beobachtern gegebene Darstellung, wonach zwischen ihnen ein vollständiges Zellchen eingeschlossen sein sollte, bestreitet Mirande. Wie bei Bryopsis wird erst ein Ringwulst gebildet und an diesen lagert sich von oben und von unten her eine Hautlamelle an (Fig. 264, *3*), welche den völligen Abschluß nach beiden Seiten herbeiführt. Der Raum zwischen den Lamellen wird von den Bestandteilen des gelösten Ringwulstes eingenommen.

Die Sache wird dadurch auffallend, daß die beiden Lamellen recht weit voneinander entfernt sind.

Die jungen Zoosporangien enthalten weit mehr Kerne als später Schwärmer gebildet werden. Nach Berthold würde eine Kernverschmelzung Platz greifen; jeder Zoosporenkern entspräche also einer größeren Zahl ursprünglicher Nuclei. Davis bestreitet das, nach ihm vergrößern sich soviel Kerne, als später Zoosporen entstehen, die übrigen werden kleiner und gehen zu Grunde. Das Plasma der Sporangien wird dann in soviel Portionen aufgeteilt, als Kerne restieren. Nach gelegentlichen Beobachtungen von Ed. Gruber dürfte Davis im Recht sein.

Das Vorgetragene stützt sich auf Solier, Berthold, Kjellman, Davis. Nirgends, auch in den hier nicht genannten Floren, steht etwas über das Schicksal der Zoosporen. Ob sie den Namen wirklich verdienen, bleibt unklar. Erneute Prüfung muß u. a. entscheiden, ob Derbesia nicht doch in den Entwicklungsgang einer anderen Siphonee hinein gehöre.

4. Caulerpaceae.

Bei aller Mannigfaltigkeit in der äußeren Erscheinung haben doch die Caulerpaceen, nur vertreten durch die berühmte Gattung Caulerpa, ein leicht zu erkennendes und anzugebendes Merkmal: Die Pflanzen sind im Innern nicht durch Zellwände gegliedert, statt dessen durchziehen annähernd quer verlaufende Zellstoffbalken den von Plasma und Zellsaft erfüllten Innenraum.

Caulerpa prolifera dürfte die am weitesten nach Norden gehende Form sein, sie kommt reichlich im Mittelmeer vor, außerdem aber auch in Westindien usw., die übrigen zahlreichen Arten sind noch mehr an warme Meere gebunden; die eigentliche Heimat der Caulerpen sind die gesamten Tropengebiete, doch dürfte der indische und der stille Ozean vor dem atlantischen bevorzugt sein.

Die erste gründliche Beschreibung des Aufbaues von Caulerpa prolifera finden wir bei Nägeli; eine sorgfältige Monographie der ganzen Gattung lieferte Weber van Bosse und Reinke gab, zum Teil auf Grund jener, eine Darstellung der Morphologie unserer Gattung, verbunden mit guten Zeichnungen. Börgesen und Svedelius konnten, nachdem so viel mit Herbarmaterial gearbeitet war, die Algen an Ort und Stelle, der eine in West-, der andere in Ost-Indien studieren, sie unterrichteten uns über die Standorte, die Reinke offensichtlich falsch beurteilt hatte. Die Caulerpen werden in so vielen Schriften auch nebenbei erwähnt, daß eine vollständige Literaturangabe ausgeschlossen ist.

Die einfachste Form ist Caulerpa fastigiata (Fig. 265, *1*). Ein fadenförmiges Rhizom entsendet nach unten Rhizoide, nach oben fädige, unregelmäßig verzweigte Sprosse. Die Zugehörigkeit zur Gattung Caulerpa ergibt sich fast ausschließlich aus dem Vorhandensein von Fasern (s. unten), welche das Lumen der Fäden durchziehen. Andernfalls würde man sie wohl zu den niedersten Siphonocladiaceen (Chlorodesmis, Rhipidodesmis u. a., Fig. 251) zählen wollen, an welche sie stark anklingen. Caulerpa verticillata besitzt ebenfalls einen fädigen Bau, der reich wirtelig verzweigten Assimilationssprosse. An diese schließen sich Arten wie Caulerpa racemosa mit birn- bis kreiselförmig gestalteten letzten Auszweigungen der Hauptachsen, die Reinke Assimilatoren nennt (Fig. 265, *3*, *4*). Solche sind am auffallendsten bei C. nummularia und deren Verwandten (Fig. 265, *5*, *6*). Schon hier ist deutlich, daß Ähnlichkeiten mit höheren Pflanzen bestehen,

die sich auch in den Namen anderer Arten, wie C. cupressoides, Lycopodium, Selago, cactoides, sedoides usw. zu erkennen geben. Die Anklänge gehen so weit, daß auch die Vegetationspunkte in ihren Umrissen denen



Fig. 265. *Caulerpa* n. REINKE, BÖRGESEN u. SVEDELIUS. *1 C. fastigiata. 2 C. crassifolia. 3* u. *4 C. racemosa. 5 C. nummularia. 6 C. macrodisca.*

von Phanerogamen ähnlich werden — im Innern sind sie es freilich kaum. Weitere Einzelheiten geben die Monographien. Alles das sind radiäre Arten. ihnen gegenüber stehen nicht wenige andere, deren Assimilatoren bilateral gebaut sind. Als Typus derselben sind wir gewohnt, die Caulerpa prolifera anzusehen, so bekannt, daß ich keine Abbildung gebe. Eine, in der Regel farblose, kriechende Hauptachse — die übrigens schon bei den vorerwähnten Arten im wesentlichen in der gleichen Form auftritt — treibt in das Substrat farblose Rhizoiden, nach aufwärts erheben sich aus demselben grüne, kurz gestielte Flachsprosse. Das Rhizom ist verzweigt, Rhizoiden wie Flachsprosse entwickeln sich meistens akropetal, doch ist keineswegs die Einschiebung jüngerer Seitenorgane zwischen die älteren ausgeschlossen. Die Assimilatoren können durch Austreiben neue Organe gleicher Art erzeugen. Diese stehen in der Regel nicht fern von der Spitze auf den Flächen, und zwar etwas seitlich von der Mittellinie; wenn sie einmal zahlreich erscheinen, bilden sie zwei Zeilen.

Janse machte darauf aufmerksam, daß die Assimilatoren, welche aus dem Rhizom entspringen, eine herzförmige Einbuchtung am Scheitel tragen, während die aus ihnen hervorgehenden Prolifikationen an der Spitze gerundet sind. Flachsprosse dieser Art treten gelegentlich auch an den Wurzelstöcken direkt auf. Sie sollen in keinem Fall befähigt sein, ihrerseits zu proliferieren. An C. prolifera schließen sich Arten mit stärker gegliederten Seitenorganen an, sie lassen fiederig, aber sonst in einer Ebene verzweigte Assimilatoren charakteristisch hervortreten. Ähnlichkeiten mit Moosen, Phanerogamen usw. (Fig. 265, *2*), sind auch hier zu verzeichnen.

Ich habe oben von Rhizomen, Rhizoiden und Flachsprossen, gesprochen, weil mir das die am nächsten liegende Bezeichnung zu sein scheint, mit der man zum mindesten auskommt, unter der Voraussetzung nämlich, daß die Caulerpen von einfacheren, „thallösen“ Formen abstammen, die allmählich eine solche Gliederung erfahren haben. Will man die Flachsprosse usw. dann nach ihrer Funktion mit Reinke Assimilatoren nennen, so scheint mir dem nicht viel im Wege zu stehen. Die auch für unsere Gattung viel gebrauchten Ausdrücke „Stamm“, „Blatt“ usw. wollen mir trotz Sachs u. a. minder einleuchten. Doch läßt sich darüber hier in Kürze kaum diskutieren.

Bei den Landgewächsen treten Feuchtigkeits-Verhältnisse, das weiß jeder, formbestimmend vielfach in den Vordergrund. Diese entfallen im Meer, und wenn wir doch alle jene eigenartigen Gestaltungen in ihm wahrnehmen, so möchte Reinke diese als eine Anpassung an das Lichtleben im Wasser ansprechen. Er setzte voraus, daß alle Caulerpen annähernd unter gleichen Bedingungen vegetieren. Das ist aber nicht der Fall.

Die Caulerpen leben nicht in der stärksten Brandung, wo aber diese durch Riffe u. a. ein wenig abgeschwächt ist, gedeiht an Gestein, an toten Korallen, an Lithothamnien usw. eine Anzahl von Arten; zu diesen gehört z. B. C. racemosa (Fig. 265, *4*). In geschützten Lagen hat sie den normalen Wuchs, in der Wellenbewegung nimmt sie die in Fig. 265, *3* wiedergegebene Form an. Die Rhizome sind besonders derb, die Blasen werden kleiner und unregelmäßig gestellt. Ganz ähnlich verhält sich C. nummularia (Fig. 265, *5*). Diese und ähnliche Arten können dann Krusten oder unregelmäßige Polster bilden, die an die Brandungsform der Valonia oder gar an Aegagropilen erinnern.

Auf fester Unterlage kriechen auch C. laetevirens und Verwandte. Das Rhizom ist mit Rhizoiden festgelegt, die Sprosse fluten in den Wellen etwa so wie Ulothrix, Bryopsis oder Nemalion.

Im allgemeinen sind es radiäre Formen, die nahe der Wasseroberfläche gedeihen. Eine Ausnahme davon macht freilich C. sertularioides, dieselbe ist vielleicht am ersten den Bryopsis in ihrem Vorkommen vergleichbar.

Die Arten mit bilateralen Assimilatoren gehen meistens etwas mehr in die Tiefe oder suchen trübes Wasser auf, vor allem aber kriecht ihr Rhizom im weichen Boden, mag derselbe nun aus Schlamm, Grus oder weißem Korallensand bestehen. Die Rhizoiden umwachsen die Bodenteilchen und verkleben sie zu mehr oder weniger festen Ballen. Das ist die Lebensweise von C. prolifera, C. Lessonii und vieler anderer, auch der in Fig. 265, *2*, wiedergegebenen C. crassifolia. Die Rhizome können bis zu 1 m Länge erreichen, man verglich sie nicht mit Unrecht mit den langen Wurzelstöcken der Dünenpflanzen. Wie solche Landgewächse, können auch diese Caulerpen ausgedehnte unterseeische „Wiesen“ bilden. Einen besonderen Wohnsitz sucht in manchen Gegenden Caulerpa verticillata. Sie klammert sich an die Stelzwurzeln der Mangroven und wird dort mit Detritus aus dem Wasser zu Klumpen verwoben.

Die Caulerpen sind individuell sehr anpassungsfähig, z. B. hat Caulerpa cupressoides in der Nähe der Wasseroberfläche gedrungene aufrechte Sprosse, welche „cupressoide“ kurze Fortsätze nach allen Seiten entsenden, in größeren Tiefen, vielleicht durch die Lichtabnahme bedingt, wird die Pflanze erheblich schlanker und trägt die kleinen Seitentriebe zweizeilig. Caulerpa sertularioides hat an gewissen Standorten teils radiäre, teils bilaterale Sprosse usw.

Nach mehrfachen Angaben werden zu gewissen Zeiten die grünen Sprosse der Caulerpa prolifera abgeworfen, so daß nur die farblosen, kriechenden Teile, durch den Meeresboden gedeckt, übrig bleiben würden. Auch für indische Caulerpen geben Weber van Bosse u. a. an, daß sie zeitweilig der Beobachtung entschwinden. Diese Dinge wären dann abhängig von der Jahreszeit und Berthold gibt auch für Caulerpa prolifera Winter bis Hochsommer als Wachstumsperiode an. Die Frage bedarf wohl erneuter Prüfung, umsomehr, als Svedelius und Börgesen von einem Rythmus in der Entwicklung tropischer Caulerpen reden. Der Vegetationspunkt der Assimilatoren ruht zeitweilig, dann treibt er wieder usw. Da die ersten aus diesem Anlaß gebildeten Seitenorgane kürzer sind als die späteren, kommen Bildungen zustande, die man mit Jahrestrieben vergleichen möchte. Sie sind es kaum, denn an gewissen Standorten treten sie regelmäßig auf, an anderen nicht.

Die Fortpflanzung der Caulerpen ist noch recht unbekannt. Die verschiedensten Beobachter haben in den verschiedensten Jahreszeiten nach Schwärmern oder irgend etwas ähnlichem gesucht, aber nichts gefunden. So wird denn mit Vorliebe angenommen, daß die Caulerpen die Fähigkeit zur Bildung solcher Organe verloren haben. Das ist plausibel und naheliegend; allein man wird doch unter Hinweis auf die Lycopodiumprothallien gut tun, Vorsicht zu üben. Man müßte zunächst wohl noch eingehender in den Tropen und bei Neapel im Hochsommer suchen. Gerade dann aber pflegen die Botaniker nicht dort zu weilen.

Caulerpa vermehrt sich (wie die Moose) reichlich dadurch, daß die stark verzweigten Rhizome von rückwärts absterben, außerdem sind aber die abgerissenen Assimilatoren in der Lage, zu neuen Pflanzen auszuwachsen. Auf dem ersten Wege kommt wohl hauptsächlich die Besiedelang größerer zusammenhängender „Wiesen“ zustande, auf dem zweiten die Verbreitung über entferntere Meeresabschnitte. Janse fand z. B. nach einem stürmischen Frühling an verschiedenen Stellen des Golfes von Neapel zahlreiche abgerissene und von dem ursprünglichen Standort weit fort-

getriebene Flachsprosse, welche ausgiebig neue Pflanzen entwickelten. Auch in der Kultur erzielt man aus abgeschnittenen grünen Trieben neue Anlagen (s. Bd. 3).

Die Struktur der Caulerpen wurde nach Nägeli von Noll, Strasburger, Schmitz, Dippel, Janse, Mirande u. a. untersucht.

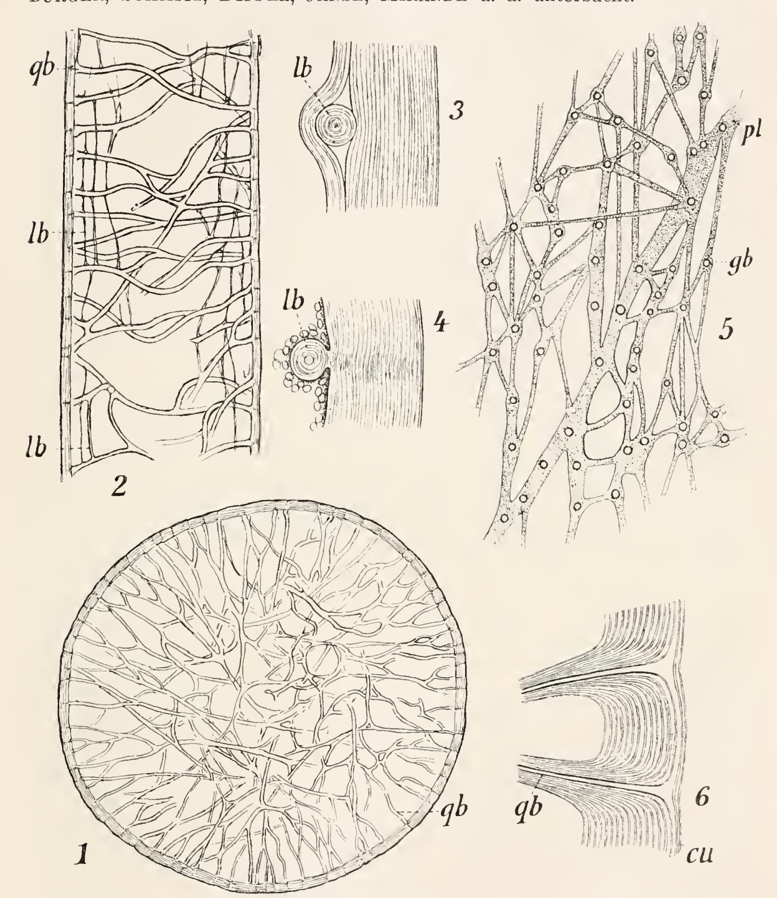


Fig. 266. *Caulerpa prolifera.* Orig. und n. Strasburger, Janse, Dippel. *1* Querschnitt des kriechenden Sprosses, etwas schematisiert. *2* Längsschnitt des „Blattes". *3, 4* Querschnitt durch Stücke der Membran. *5* Plasmastränge des Flachsprosses aus einem Schnitt parallel zur Fläche desselben. *6* Querschnitt eines Wandstückes. *qb* (*gb*) Querbalken. *lb* Längsbalken. *cu* Cuticula. *pl* Plasma.

Das Auffallendste an der Alge sind die mehrfach erwähnten Balken, welche die durch keine Zellwand gekammerten Hohlräume des Thallus durchsetzen. In den Rhizoiden fehlen sie oder sind doch nur schwach ent-

wickelt; in den kriechenden, runden Teilen (Fig. 266, *1*) verlaufen sie annähernd radiär, sind aber besonders im Zentrum durch Anastomosen usw. fast ganglienartig verbunden. In den flachen Assimilatoren gehen die Balken der Hauptsache nach senkrecht von Fläche zu Fläche (Fig. 266, *2*), natürlich auch nicht ohne miteinander in Verbindung zu treten. Flache wie runde Sprosse aber verbinden ihre Querbalken durch längs verlaufende Strebepfeiler. Solche sind besonders in den Assimilatoren (Fig. 266, *2*) in mehreren Reihen sichtbar. Die äußersten stehen der Zellwandung so nahe, daß sie dieselben fast oder ganz berühren.

Die Zellwand läßt die Zellulosereaktion vermissen. CORRENS erhielt durch Behandlung mit Schwefelsäure und Wasser Sphaerokristalle, welche doppelbrechend sind. Nach MIRANDE würden sie aus Kallose bestehen. Neben dieser kommt ebenso reichlich Pektin (Pektinsäure und etwas Pektose) vor. Die gleich zu beschreibenden Schichtungen sind nicht durch chemische, sondern durch physikalische Unterschiede bedingt. Es handelt sich um Dichtigkeitsdifferenzen. Die ziemlich derbe Zellwand läßt zu äußerst eine Cuticularschicht erkennen, dann folgt in den grünen Teilen nach MIRANDE noch eine cuticulare Zone, weiterhin die eigentliche, geschichtete Wand weniger widerstandsfähig gegen Reagentien. Die Schichten der Zellwandung setzen sich (Fig. 266, *6*), wenn auch etwas verschmälert über die Balken fort. DIPPEL zeigte das zuerst im Gegensatz zu NÄGELI. Die Sache ist aus der Entwicklung unschwer zu verstehen.

Die Balken entstehen an der Spitze der wachsenden Sprosse — und nur dort — aus dem dicht gehäuften Plasma, das sich zum Teil zu hellen Strängen differenziert hat. In diesen Strängen finden sich nach STRASBURGER, fast genau so wie bei der Anlage von Zellwänden, zuerst Mikrosomenreihen, welche später in dünne Balken übergehen. JANSE bestätigt die Anlage von Balken im Innern der Plasmastränge. Nach ihm werden dieselben aber nicht immer gleichmäßig angelegt, sondern können zunächst mit einem oder gar beiden Enden frei sein, um sich später erst mit der Außenwand zu verbinden. Die jungen Balken liegen an den Vegetationspunkten sehr dicht. Mit dem Wachstum der Zelle erhalten sie größere Entfernungen. Nach HABERLANDT werden nachträglich neue Balken eingeschaltet.

Die Autoren, auch die neueren (MIRANDE), sind einig darüber, daß Membran und Balken zuerst noch ganz dünn sind, später wird dann eine Schicht nach der anderen gleichmäßig auf Zellwand und Balken abgelagert. Das wäre also ein regelrechtes Appositionswachstum. Eigenartig beleuchtet wird dasselbe noch durch Bilder von STRASBURGER (Fig. 266, *3*, *4*). Manche der Längsfasern, von welchen wir oben sprachen, stehen der Wand ganz nahe. Sie werden dann von den jüngeren Schichten überlagert, gleichsam überklebt. Ist das alles richtig, so wird die Entdeckung eines axilen Faden in den Balken verständlich und die Beobachtung, daß dieser (Fig. 266, *6*) die Wandung durchsetzt um bis an die cuticulare Schicht (*cu*) vorzustoßen. Ja an der Stelle, an welcher der Balken in die Wandung eingesetzt ist, fehlt jene nach MIRANDE, auch ist dort eine leichte Vertiefung auf der Außenseite der Zelle zu erkennen (Fig. 266, *6*). Durch geeignete Behandlung kann man die Balken aus der Zellwand herauslösen und erzielt dann Öffnungen an den Stellen, an welchen sie eingesetzt sind.

Neben den Balken beschreibt CORRENS noch Zapfen, welche in das Zellumen ein Stück weit hineinragen. Sie werden offenbar ziemlich spät gebildet. WEBER VAN BOSSE mißt ihnen nicht die systematische Bedeutung bei, die CORRENS ihnen zuschreiben möchte.

Das ruft die Frage nach der Funktion der Balken wach. Noll hat gefunden, daß Salzlösungen sehr rasch und leicht durch die Balken vordringen, rascher als durch das Plasma; er schließt daraus, daß dieselben bestimmt sind, den Austausch gelöster Stoffe zu erleichtern. Seine Auffassung hat nicht gerade viel Anklang gefunden. Aber die eigenartigen Strukturen, welche wir eben schilderten, geben doch zu denken alle Veranlassung. Noll gegenüber macht Janse zunächst darauf aufmerksam, daß durch den Turgor Membran und Balken von Caulerpa gespannt seien derart, daß bei Aufhebung desselben die Membran um 3—10%, die Balken im Flachsproß um 7—18% verkürzt werden. Die Spannung differiert natürlich in den verschieden alten Teilen der Pflanze, wie Janse das des näheren auseinandersetzt. Janse durchschnitt nun einen Teil der Balken im „Blatt“ und gewahrte dann eine starke Aufblähung desselben. Daraus schließt er, daß die Balken dazu bestimmt seien wie gespannte Seile den flachen Organen der Caulerpen die Form zu wahren, indem sie verhüten, daß diese durch den Turgor abgerundet werden. Das leuchtet für blattartige Gebilde ein, muß aber nicht notwendig für zylindrische bis kugelförmige Gestalten Geltung haben. Valonia wahrt ihre Form auch ohne Balken, und das wäre sicher bei allen Rhizomen ebensogut möglich wie bei den runden Sprossen der Caulerpa fastigiata u. a.

Ist die Angabe von Micheels richtig, daß der osmotische Druck des Zellsaftes der Caulerpen geringer sei als der des Seewassers, dann würden gegen das eben gesagte wiederum Bedenken auftauchen, und dann muß man wenn auch ungern auf die älteste Deutung hinweisen, wonach die Balken dem Druck von außenher entgegenwirken.

Alle Angaben weisen darauf hin, daß auch die jungen Häute der Caulerpa an den Spitzen der Sprosse usw. durch Apposition wachsen. Diese äußerte sich deutlich in den Versuchen, in welchen Noll Berliner Blau in die Wandungen eingelagert hatte, dadurch daß die peripheren Wandschichten gesprengt wurden. Dasselbe sieht man an intakten Zellen, welche von Algen oder sonstigen Fremdkörpern inkrustiert sind. An anderer Stelle mehr darüber.

Wir haben, wie üblich, gesagt, Caulerpa bilde keine Querwände. Ganz genau ist das nicht. Caulerpa hypnoides u. a. bilden auf ihren Sprossen kurze Fortsätze, die zum Teil als Niederblätter bezeichnet sind. Nach Reinke werden nun die Spitzen solcher Gebilde durch eine Querwand abgegliedert, es entsteht nach auswärts eine ganz kleine Zelle. Man kann wohl annehmen, daß diese fast funktionslos ist. Vielleicht ist sie aber nicht wertlos für die Erkenntnis der phylogenetischen Zusammenhänge unter den Siphoneen.

Das Plasma kleidet die verschiedenartigen Organe zunächst in Gestalt einer Wandschicht aus, überzieht aber auch alle Zellstoffbalken und sammelt sich an den Vegetationspunkten in dichten gelblichen Massen an. Außerdem aber spannen sich ungemein zahlreiche Protoplasmastränge frei durch die Vakuolen von Balken zu Balken (Fig. 266, 5). Trotz vielfacher Anastomosen verlaufen sie der Hauptsache nach in der Längsrichtung der Sprosse (also senkrecht zur Mehrzahl der Balken). Sie passieren die engeren Stellen an der Basis der Prolifikationen und breiten sich wieder in diesen aus.

Da die Plasmastränge alle Balken umgreifen, kann ich mich mit Reinke des Eindruckes nicht erwehren, als ob die letzteren als feste Stützen für die immerhin zarten Plasmamassen eine nennenswerte Rolle spielen. Sie ersetzen also insofern die Zellwände, als sie mit für eine Ver-

teilung des Plasmas durch den ganzen Innenraum der Pflanze sorgen, welche ohne diese kaum möglich wäre; denn die große Vakuole in den Valoniasprossen wird nicht von Plasma-Strängen oder -Lamellen durchsetzt.

Die Lage der Stränge dürfte annähernd konstant bleiben, solange nicht wesentliche Veränderungen in Form und Umriß des einzelnen Caulerpasprosses einsetzen, dagegen werden sie modifiziert bei Neuanlage von Prolifikationen, durch Verwundungen usw., wie das Janse eingehender schilderte.

Das Plasma enthält überall zahlreiche Kerne, dazu gesellen sich in den assimilierenden Organen Chromatophoren, welche meistens peripherisch gelagert sind, vereinzelt auch auf die Stränge übergehen. Sie sind meistens klein und pyrenoidlos, bei einigen Arten aber auch nach Weber van Bosse relativ groß.

Das wandständige und das „balkenständige" Plasma liegt relativ fest und ruhig, dasjenige der Stränge befindet sich dagegen nach Janse in einer ungemein lebhaften Bewegung auf- und abwärts. Auf Grund dieser und ähnlicher Erscheinungen möchte Janse die mittleren Ströme als Ernährungsströme auffassen. Überhaupt hat dieser Gelehrte versucht, verschiedene Plasmaarten in den Caulerpen zu unterscheiden. Er suchte vor allem darzutun, daß es in ihnen ein Meristemplasma gebe, und er unterscheidet sogar ein solches für die Wurzeln, ein anderes für die Sprosse usw. Vielleicht ist er damit im Recht.

5. Vaucheriaceae.

Die Familie ist mit ihren beiden Gattungen Vaucheria und Dichotomosiphon Ernsts (nach Pascher soll es in eine besondere Familie gehören) wohl über alle Welt verbreitet; sie gedeiht in Bächen, Tümpeln, Seen, Gräben, kurz in fast allen Süßwasserbehältern, (s. z. B.

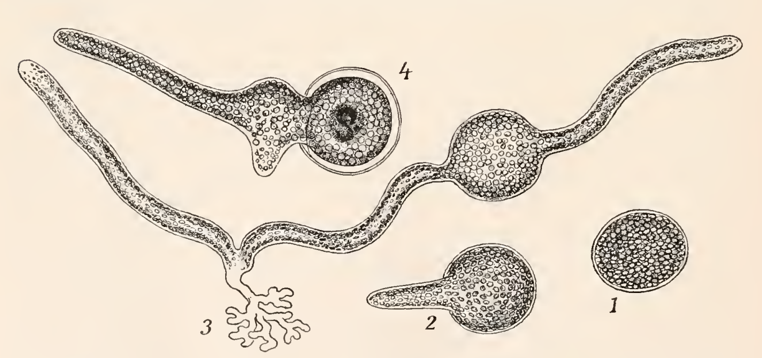


Fig. 267. *Vaucheria sessilis.* *1—3* Keimung einer Zoospore n. Sachs. *4* Keimung einer Zygote n. Pringsheim.

Heering, Lauterborn) und von diesen aus wandern einige Formen auf Schlamm und feuchten Boden, ja sogar auf Koks und ähnliche feuchte Substrate in Gewächshäusern. Andere Arten, wie z. B. Vaucheria dichotoma, bevorzugen schon stark das Brackwasser oder salzige Tümpel des Binnen-

landes, und schließlich sind Vauch. piloboloides und V. Thureti reine Meeresbewohner im Mittelmeer resp. an den bretonischen und irischen Küsten.

Die Pflanzen bestehen aus höchstens borstendicken, zylindrischen Schläuchen mit gerundeter Spitze (Fig. 267), an welchen bei Vaucheria keine Spur von Querwand sichtbar ist; bei Dichotomosiphon dagegen werden solche, wie ERNST betont, in derselben Weise angedeutet wie bei manchen Codiaceen (S. 387, Fig. 250), d. h. durch Ringbildungen, und solche kommen zwar überall, ganz besonders regelmäßig jedoch an der Basis jedes Zweiges zur Beobachtung (Fig. 269).

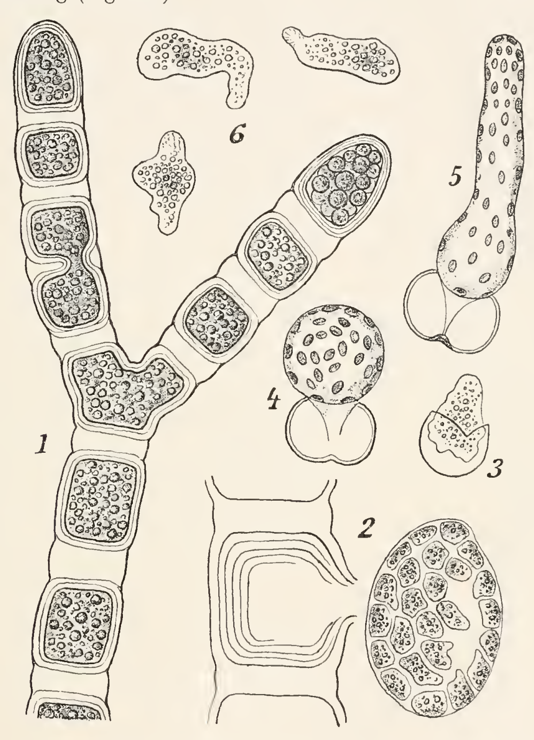


Fig. 268. *Vaucheria geminata* n. STAHL. *1* Faden mit dickwandigen Cysten. *2* Cyste entleert; der Inhalt hat amöboide Zellen gebildet. *3*, *4*, *5* keimende Aplanosporen. *6* amöboide Zellen.

Die Fäden der Vaucheria haben, wie WALZ, SOLMS, ERNST darlegten, seitliche Verzweigung, auch dort, wo das Ganze nachträglich (V. dichotoma) einen gabeligen Habitus annimmt. Im Gegensatz dazu weist Dichotomosiphon typische Dichotomien auf.

Die Vaucheriaceen sind durch farblose oder nur schwach gefärbte, meist krallenartige Rhizoiden (Fig. 267) am Substrat befestigt. Solche Hafter entstehen bei Vaucheria clavata nach BORZÌS Untersuchungen durch Kontaktreize — aber nur an jugendlichen Pflänzchen.

Die Fäden der Vaucheriaceen sind vielfach, auch bei den terrestrischen Formen, zu wirren, lockeren Rasen oder „Watten“ vereinigt, doch kommen auch ziemlich feste Polster (z. B. in Bächen) vor, die an Codium, Aegagropila u. a. erinnern.

Innerhalb der Schläuche ist die Anordnung des Plasmas mit seinen Einschlüssen die übliche: außen zahlreiche kleine Chromatophoren ohne Pyrenoid; weiter innen noch zahlreichere kleine Kerne, die nach KURSSANOW in ihrer Struktur und in ihrer Teilung keine Abweichungen vom Üblichen bieten. Das leicht färbbare Kernkörperchen, das meist sehr deutlich hervortritt, wäre nach diesem Beobachter ein echter Nukleolus, der bei der Mitose schwindet, ohne sich am Aufbau der Chromosomen zu beteiligen. Die Kernteilungen verlaufen in den einzelnen Fäden zonenweise gleichzeitig (KURSSANOW). NADSON und BRÜLLOWA, wie auch MOREAU fanden färbbare Körperchen neben den Kernen, die sich auch teilen. Sie werden als geordnete Organe der Zelle, als Mitochondrien oder ähnliches angesprochen.

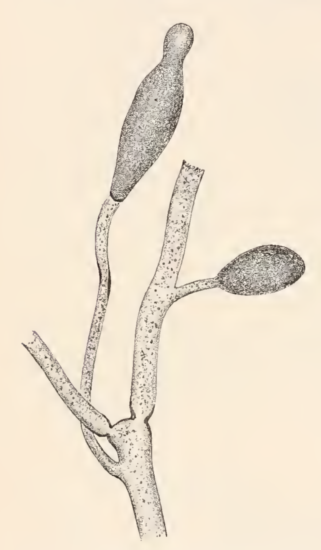


Fig. 269. „Brutkeule“ von *Dichotomosiphon* n. ERNST.

Das Plasma scheint ständig in schwacher Bewegung zu sein. Als Reservesubstanz tritt fast überall fettes Öl auf, nur bei HEIDINGERS Vaucheria arrhyncha und ERNSTS Dichotomosiphon ist Stärke in großer Menge nachgewiesen.

Jeder abgerissene Zweig einer Vaucheria kann ebensogut einer neuen Pflanze den Ursprung geben wie kurze Fadenstücke, welche man durch Zerschneiden herrichtet. Gleiches gilt von ausgetretenen Plasmamassen, falls sie noch Kerne enthalten; darüber soll an anderer Stelle berichtet werden (vgl. HANSTEIN).

Einige Arten, speziell Vaucheria geminata, führen eine solche Zerstückelung ihrer Fäden unter gewissen Bedingungen freiwillig aus, wie besonders STAHL zeigte. Auf ausgeworfenem Schlamm zerfielen die Fadenenden der V. geminata in ungefähr isodiametrische, derbwandige Zellen — Cysten —, deren jede von den Nachbarn durch dicke Gallertplatten getrennt war. Die Trennung ist nicht immer vollständig, zuweilen bleiben Plasmabrücken erhalten (Fig. 268, *1*).

In Wasser gebracht können die Cysten direkt zu Fäden auskeimen, welche die derbe alte Hüllmembran durchbrechen. In anderen Fällen sprengt der Inhalt die alte Haut und tritt, mit einer dünnen Membran umgeben, aus. Jetzt kann diese Zelle wieder zu einem Faden auswachsen oder aber sie zerfällt häufiger in ziemlich zahlreiche Portionen (Fig. 268, 2), welche aus einem Loch der Membran ausschlüpfen und auf festen Substraten amöboide Bewegungen ausführen (Fig. 268, *6*). Die amöboiden Zellen werden entweder sogleich zu neuen Vaucheriafäden, oder aber sie gehen beim Austrocknen in ein wohl als Aplanospore zu bezeichnendes Dauerstadium über, das fast farblos erscheint und mit dicker Membran und Reservestoffen (Öl) versehen ist. Bei der Keimung wird

die dicke Wand gesprengt, der wieder ergrünte Inhalt tritt anfangs nackt (Fig. 268, *3*) heraus und wird nach Umhüllung mit Membran zum Faden (Fig. 268, *4*, *5*).

Schon STAHL wies darauf hin, daß die sogenannten Gongrosirenform der Vaucheria geminata den Wurzelcysten des Botrydium granulatum, des Protosiphon usw. sehr ähnlich ist. Man wird denn auch geneigt sein, die „Amöben" den Zoosporen der verwandten Formen gleich zu setzen. Dafür spricht der Umstand, daß ja auch sonst amöboide Schwärmer vorkommen, ferner die Verteilung des Chlorophylls, welches in den amöboiden Zellen der V. geminata das breitere Ende einnimmt, während das schmälere (Vorderende) farblos ist. Ein sicheres Urteil freilich wird man erst fällen können, wenn wir über die Kerne und über die Entwicklung der fraglichen Organe weiter orientiert sein werden.

Vaucheria geminata dürfte die geschilderte Cystenbildung am ausgeprägtesten zeigen. SCHAARSCHMIDT scheint an Vaucheria sessilis ähnliches gesehen, aber nicht in die Einzelheiten verfolgt zu haben, und BENNET gibt, ebenfalls ohne eingehenderes Studium, schleimige Querwände usw. für einige Vaucherien an.

Für Dichotomosiphon schildert ERNST die Bildung von „Brutkeulen" (Fig. 269). Besonders wenn die Fäden in geringen Wassermengen oder auf feuchtem Substrat gehalten werden, bilden die normalen Fäden kurze, rhizoidenähnliche Fortsätze an beliebigen Stellen. Diese schwellen an, in sie wandert reichlich Plasma und massenhaft Stärke ein. Endlich grenzt eine Querwand das ganze Gebilde ab, das wohl noch unter den Begriff der Cyste fällt. Diese keimt direkt. Fäden können aus allen Punkten der Oberfläche hervorbrechen. IWANOFF hat offenbar an Vaucheria megaspora ganz ähnliches beobachtet.

Das alles ist aber nicht die für die meisten Vaucheria-Arten übliche Form der ungeschlechtlichen Vermehrung. Viele Vaucheria-Arten (repens, sessilis, clavata, ornithocephala, aversa (BIRCKNER), polysperma) besitzen vielmehr eine ganz charakteristische Zoosporenbildung, welche wohl zuerst VAUCHER bemerkte; eingehender studierten dieselbe UNGER, THURET, SCHMITZ, STRASBURGER, BERTHOLD, KLEBS und viele andere, denn dieser Prozeß hat von je her die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen.

Die Zoosporenbildung (Fig. 270) beginnt damit, daß sich im Ende eines Fadens (Haupt- oder Seitenast) reichliches Plasma mit Chromatophoren, wie es scheint durch Zuwanderung aus den übrigen Teilen, ansammelt. Das Fadenende schwillt auch wohl ein wenig keulig an, es erscheint intensiv dunkelgrün. Hat die Vermehrung des Plasmas ihren Höhepunkt erreicht, so erscheint durch Zerreißen des Wandbelages unmittelbar unter der zukünftigen Zoospore ein völlig helles Band (Fig. 270, *1*), das schon THURET gezeichnet hat. Die plasmatischen Ränder desselben bewegen sich lebhaft, zucken unregelmäßig; dann bewegen sie sich rasch gegeneinander, und im Moment, wo sie wieder zusammenstoßen, gewahrt man zum mindensten eine Trennungsschicht, welche das Zoosporangium von dem Faden abgrenzt (Fig. 270, *2*). Nach MIRANDE würde es sich wieder um eine Doppelwand handeln, sowohl der obere, wie der untere Plasmarand scheidet eine quer verlaufende Wandlamelle aus. Nach einigen Umwälzungen im Innern wird die Membran am Scheitel des Fadens unter Verquellung aufgelöst und der ganze Inhalt zwängt sich durch die etwas enge Öffnung (Fig. 270, *3*) heraus. Er bewegt sich als ovale Masse unter langsamer Drehung vorwärts, um schließlich, durch Licht kaum beeinflußt, irgendwo zur Ruhe zu kommen und zu keimen.

Die enorm große Zoospore zeigt eine große Zahl von Unterschieden gegen andere gleichnamige Organe. Genauere mikroskopische Untersuchung (von SCHMITZ und STRASBURGER ausgeführt) zeigt, daß annähernd in der

Mitte des Ganzen, oder auch event. gegen die ursprüngliche Basis etwas verschoben, eine Vakuole liegt, welche von einer dicken, dichten Plasmamasse umgeben wird. Eine Zellwand fehlt. Das Plasma führt nach innen zu zahllose Chloroplasten (*chr* Fig. 270, *5*), dann folgt ein ziemlich breiter farbloser Mantel, welchem ungemein viele Kerne in ganz gleichen Abständen eingebettet erscheinen (*k* Fig. 270, *5*). Die Zellkerne sind nach Strasburger noch mit einer breiten hyalinen Hülle versehen, welche sich bis an die äußere Hyaloplasmaschicht erstreckt. Dort, wo sie letztere berührt, befinden sich zwei Cilien. Es entspricht also jedem Kern ein Cilienpaar und so erklärt sich der regelmäßige Wimperpelz, der die ganze Zoospore, wie man lange weiß, einhüllt.

Etwas abweichend gebaut sind nach Goetz die Zoosporen von Vaucheria ornithocephala und polysperma; sie haben einen sehr breiten, farblosen Plasmasaum und führen den Cilienpelz nur auf der vorderen Hälfte.

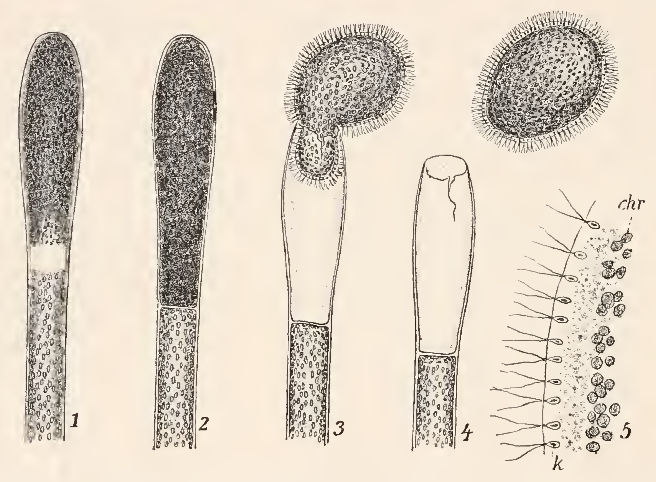


Fig. 270. *1—4* Bildung und Entleerung der Zoosporen von *Vaucheria repens.* n. Goetz. *5* Stück aus dem peripheren Teil einer Zoospore n. Strasburger. *k* Kerne. *chr* Chromatophoren.

Die Zoosporen keimen (Fig. 267) oft schon wenige Stunden nach der Entleerung. Die Kerne treten dabei wieder nach innen, die Chromatophoren nach außen. Die Anfänge der Membran sind schon an der noch beweglichen Zoospore sichtbar, es müssen also zunächst noch Öffnungen für die Cilien in dieser ausgespart sein.

Besonders Schmitz ist für die Vermutung eingetreten, daß die Riesenzoosporen der Vaucherien als „Synzoosporen“ aufzufassen seien, d. h., daß sie sich herleiten von gewöhnlichen zweiwimperigen Schwärmern, die, heute nicht mehr vollständig getrennt, einen Zoosporenverband darstellen. Wie auch Falkenberg demonstrierte, leuchtet diese Auffassung sehr wohl ein, da immer einem Cilienpaar ein Kern entspricht, da im Zentrum noch eine große Vakuole liegt, und da auch alte und neue, später zu behandelnde Angaben über Entstehung der Schwärmer in den verschiedenen Gruppen

darzutun scheinen, daß das periphere Zellplasma meist der Entstehungsort für Cilien und „Mundstück“ der Zoosporen ist. Ob damit auch ein Vergleich mit Volvox zulässig ist, den man doch wohl aus Einzelschwärmern herleiten muß, mag dahingestellt sein.

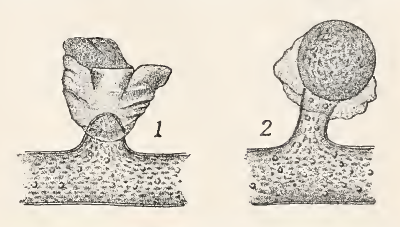


Fig. 271. Aplanospore und deren Abstoßung bei *Vaucheria uncinata* n. GOETZ.

Von den Zoosporen leiten sich wie immer die Aplanosporen her, welche bei Vauch. geminata, uncinata, racemosa Thureti und piloboloides von WALZ, WITTROCK, GOETZ, FARLOW, ERNST beschrieben wurden. Sie entwickeln sich ganz wie die Zoosporen, am Ende längerer oder kürzerer Zweige, auch die abgrenzende Querwand entsteht (ERNST) nicht anders, als es oben geschildert wurde. Dagegen unterbleibt die Verlagerung der Zellkerne, der Chromatophoren usw.; unter leichter Kontraktion des

Fig. 272. *1 Vaucheria* (*Woronina*) *dichotoma* n. SOLMS. *2* Antheridien, *3* Oogonium derselben Pflanze n. WALZ. *4 Vauch. Thureti* n. WORONIN. *5 Vauch. dichotoma.* Verschluß des Oogoniums an seiner Basis n. HEIDINGER.

Plasmas entsteht eine neue Membran innerhalb der alten. Die Aplanospore wird dann unter Aufreißen der letzteren frei (Fig. 271). Die Formalitäten sind nicht ganz gleich, bei Vauch. piloboloides (ERNST) ist der Vorgang von

dem in Fig. 270 wiedergegebenen kaum verschieden; bei Vauch. uncinata aber wird die Außenhaut stark ausgeweitet usw. Die Aplanosporen von Vauch. Thureti fallen mit ihren Tragästen ab (FARLOW), um erst später frei zu werden. Das mag auf die Keulen von Dichotomosiphon hinweisen. Bei Vauch. piloboloides keimen besagte Körper sehr bald (ERNST), nach Angaben, die sich auf andere Arten beziehen, bedürfen sie einer gewissen Ruhe.

Die Sexualorgane der Vaucheriaceen sind Oogonien und Antheridien; sie stehen, mit Ausnahme der diözischen V. dichotoma, meist sehr nahe beisammen am gleichen Zweige resp. Fadenstück. Am einfachsten ist Vaucheria (Woronina) dichotoma (SOLMS, WALZ), der Vauch. Schleicheri (s. LAUTERBORN) sehr nahe steht. Hier sitzen die großen (Fig. 272, *1*, *2*, *3*) Oogonien sowohl als die Antheridien dem Faden als mehr oder weniger dicke keulenförmige Gebilde direkt auf. Besonders die Antheridien erinnern in ihrer Form sehr an die männlichen Gametangien von Codium. Sie enthalten sehr reichlich Chlorophyllkörper, welche sich freilich an der Bildung der Spermatozoiden nicht beteiligen, wie noch gezeigt werden soll.

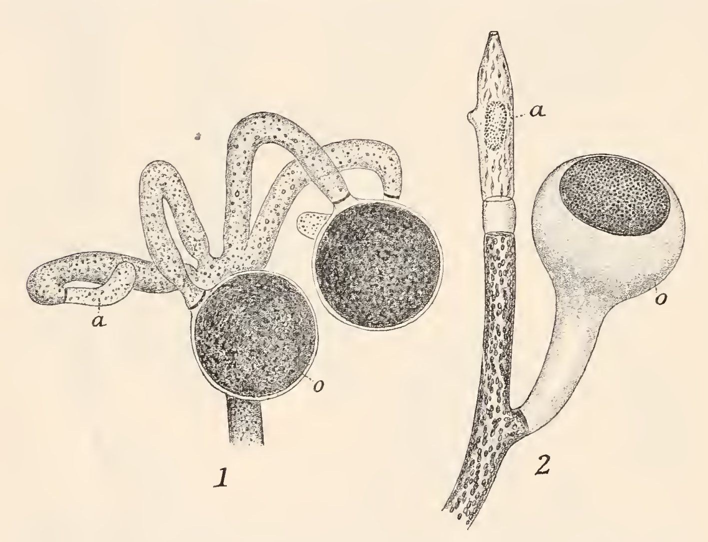


Fig. 273. *1 Dichotomosiphon.* Äste mit Oogon und Antheridium n. ERNST. *2 Vauch. piloboloides* n. WORONIN.

Der Woronina dichotoma reiht sich auch WORONINS Vauch. Thureti an (Fig. 272, *4*) mit eiförmig zugespitzten und völlig farblosen Antheridien. Nun folgen Formen wie Vauch. polysperma und aversa mit mehr oder weniger stark gekrümmten und geneigten Oogonien und Antheridien, welche aber dem Mutterfaden immer noch direkt aufsitzen. Die eben genannten Arten werden als Tubuligerae zusammengefaßt.

Allen diesen Formen mit seitlich sitzenden Sexualorganen stellen wir Dichotomosiphon gegenüber (Fig. 273, *1*), bei welchem Oogonien und Antheridien die Spitze der Gabeläste krönen. Die Extreme sind aber nicht ohne Übergänge. Den Tubuligerae nähert sich ziemlich weit die Vauch. sessilis

(Fig. 274), bei welcher nur die Antheridien auf einem Seitenästchen sitzen, während umgekehrt Vauch. terrestris u. a. dadurch dem Dichotomosiphon ähnlich sind, daß sie beiderlei Sexualorgane auf kurzen Seitenzweiglein beisammen in wechelnder Gruppierung tragen. Übergänge lassen sich hier unschwer finden.

Die Antheridien öffnen sich bei allen bislang genannten Formen auf dem Scheitel. Hansgirgs „Anomalae" sind aber insofern eigenartig, als die auf einem Seitenzweiglein endständigen Antheridien, etwas unregelmäßig gestaltet, ihre Spermatozoiden aus mehreren Öffnungen entleeren. Hieran schließt sich auch Vauch. piloboloides, welche aber wieder durch ihre eigenartige Gestaltung der Oogonien abweicht — die Eizelle liegt scheinbar fre oben am Scheitel eines keulenförmigen Oogoniums (Fig. 273, *2*).

Die verschiedenen Vaucheriaformen hob ich hier heraus, um die Mannigfaltigkeit der Gestaltung hervortreten zu lassen. Der Formenreichtum ist größer als man nach den überall wiederkehrenden Abbildungen der

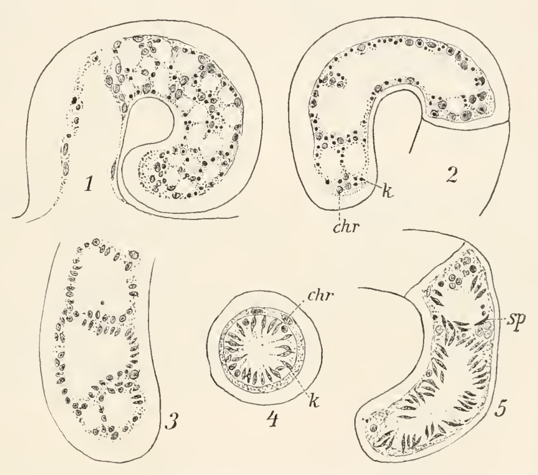


Fig. 274 n. Oltmanns. Antheridienentwicklung bei *Vaucheria sessilis*. *k* Kerne. *chr* Chromatophoren. *sp* Spermatozoiden.

Vauch. sessilis meistens annimmt. Trotz guter Bearbeitungen (von Walz, Goetz), die uns vorliegen, wäre eine Monographie sämtlicher Vaucheria-Arten keine undankbare Aufgabe. Sie hätte auch zu entscheiden, ob die heute beliebte Abgrenzung der Gattungen zweckmäßig ist.

Die Entwicklung der Sexualorgane von Vaucheria und deren Befruchtung wurde von Pringsheim mustergültig beschrieben, soweit die im Leben sichtbaren Vorgänge in Frage kommen; Notizen von de Bary, Schenck, Solms und Woronin schlossen sich an. Das Verhalten der Kerne glaube ich im wesentlichen klargelegt zu haben. Heidinger bestätigte meine Angaben, Davis opponiert noch immer.

Zwecks Bildung des Antheridiums von Vaucheria sessilis, die mit Vorliebe studiert wurde (Fig. 275, *1*), wandert in die hornähnliche Anlage desselben reichlich Plasma mit Kernen und Chromatophoren ein; diese

Elemente vermehren sich auch wohl an Ort und Stelle durch Teilung. Es resultiert dann eine schaumige Plasmamasse, in welcher alle Einschlüsse ziemlich gleichmäßig verteilt sind (Fig. 274, *1*), wie wir das ja auch bei Schwärmerbildungen usw. kennen.

Jetzt wird das Horn durch eine Doppelwand abgetrennt und darauf vereinigen sich die zahlreichen kleinen Vakuolen zu wenigen großen, während die Hauptmasse des Plasmas an die Peripherie tritt (Fig. 274, *2*). Die im Wandbelag zunächst annähernd gleichmäßig verteilten Kerne schieben sich später aus dem Plasma heraus, scheinbar in die Vakuolen hinein (Fig. 274, *3*), und nun werden die Spermatozoiden um sie herum ausgebildet. Wie das im einzelnen vor sich geht, habe ich nicht herausgebracht, man sieht nur, daß die Samenkörperchen in annähernd radiärer Lage mit dem Mundende gegen die Zellmitte liegen und beobachtet kurz vor der Reife eine ziemlich scharfe Linie, welche den Spermatozoiden führenden Raum gegen das übrigbleibende Zellplasma abgrenzt (Fig. 274, *4*).

Obwohl man in dem zentralen Raum außer den Spermatozoiden nichts wahrnimmt, darf man wohl annehmen, daß doch noch etwas Plasma zugegen ist, und man geht vielleicht nicht fehl, wenn man die Spermatozoidbildung bei Vaucheria sessilis mit der Schwärmerbildung bei Cladophora u. a. vergleicht. In beiden Fällen wird für die Bildung von Mundstück und Geißeln ein freier Raum geschaffen, derselbe liegt bei Cladophora, wo die Plasmaballen sich von der Wand zurückziehen, peripher, bei Vaucheria liegt er zentral.

Augenfällig ist hier die Abschiebung sämtlicher Chromatophoren in das Periplasma, das hier zudem sehr reichlich ausfällt. Auf diesem Wege wird die Farblosigkeit der Spermatozoiden leicht herbeigeführt, und außerdem erhalten so die Kerne nur wenig Protoplasma zugeteilt.

Ob die Spermatozoidentwicklung bei allen Vaucherien genau so verläuft, wie es eben für Vaucheria sessilis geschildert wurde, möchte ich wohl bezweifeln. Sind diese Dinge auch nicht an anderen Arten genauer untersucht, so geht doch aus den Angaben von Solms und Walz über V. dichotoma hervor, daß bei dieser die Spermatozoiden gerade in einem peripher gelegenen farblosen Mantel gebildet werden, während die Chlorophyllkörper nach innen rücken und auch hier an der Sache ganz unbeteiligt sind.

Bei Vaucheria Thureti, de Baryana, piloboloides enthalten die reifen Antheridien überhaupt kein Chlorophyll; nach Woronins sehr sauberen Zeichnungen ist es aber wenigstens bei V. de Baryana in den Jugendstadien vorhanden, und die Vermutung liegt nahe, daß es vor Ausbildung der Trennungswand in den Faden zurückwandere. Leider sind diese Vorgänge nicht genügend untersucht.

Aus dem Gesagten ergibt sich ohne weiteres, daß die spindel- oder stäbchenförmigen Spermatozoiden stets völlig farblos sind und daß sie der Hauptmasse nach aus dem Kern bestehen. Die Geißeln sitzen etwas unterhalb der Spitze seitlich inseriert, eine derselben weist nach vorn, die andere nach hinten.

Die Oogonien der Vaucheria sessilis, die auch hier das Paradigma bildet, entstehen als flach kegelförmige, später fast kugelige Ausstülpungen (*o*, Fig. 275, *1*) des Mutterfadens, in welchen, wie in den jungen Antheridien, Kerne und Chromatophoren überall annähernd gleichmäßig verteilt liegen (Fig. 275, *2*). Das alles dürfte aus dem Tragfaden eingewandert sein, ebenso wie die Ölkügelchen, welche stets die Mitte der Oogonanlagen einnehmen (Fig. 275, *2*). Später rücken die Kerne mehr nach auswärts (Fig. 275, *3*), während die zentrale Vakuole sich vergrößert. Schon ehe diese Umlagerung

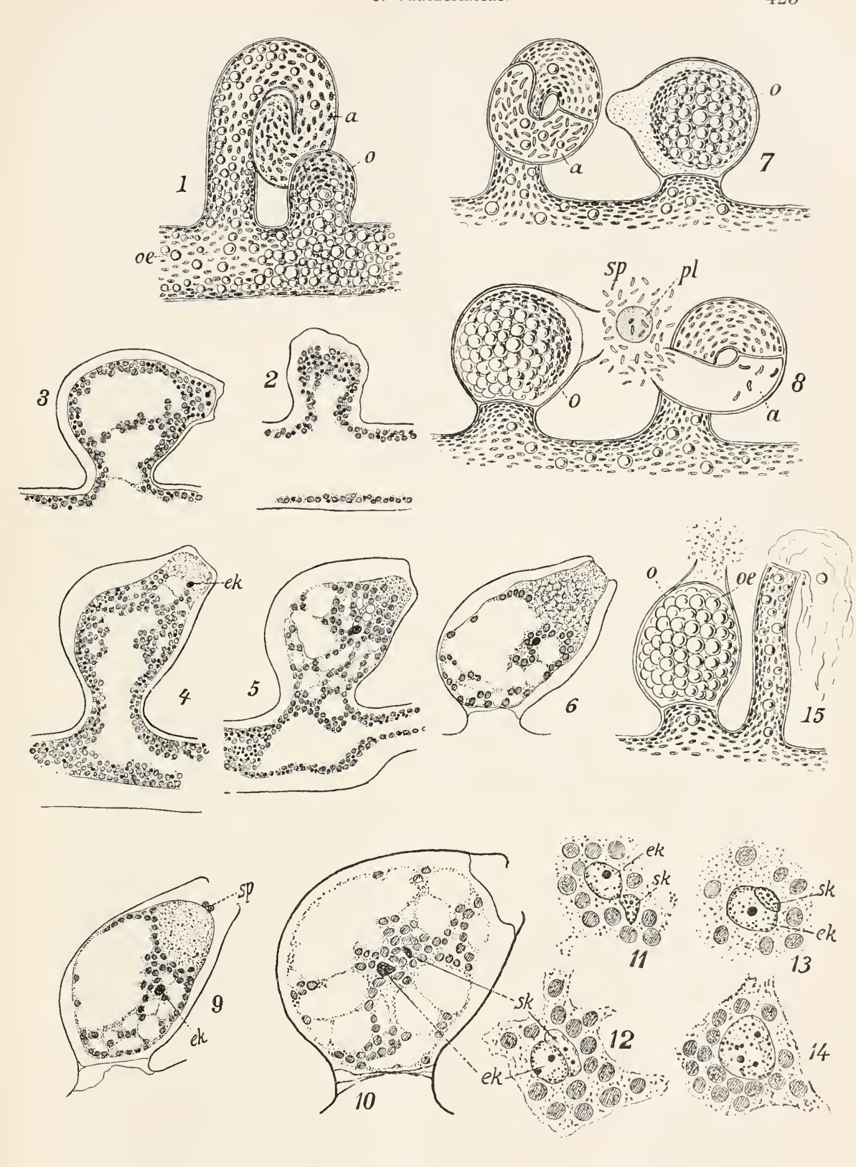


Fig. 275. *Vaucheria sessilis* n. OLTMANNS u. SACHS. *1* Junge Sexualorgane n. d. Leben. *2—6* Schnitte, Auswanderung der Kerne. *7, 8* Lebend, kurz vor bzw. kurz nach der Öffnung. *9, 10* Schnitte, Befruchtung, Wandbildung. *11—14* Kernverschmelzung. *15* reife Zygote. *a* Antheridium. *o* Oogonium, *sp* Spermatozoiden. *k* Kern. *ek* Eikern. *sk* Spermakern. *pl* Plasmakugel. *oe* Öltropfen.

erfolgte, ist die Anlage des Oogoniumschnabels sichtbar geworden (Fig. 275, *3*). In ihm liegen Chromatophoren und Kerne zunächst noch unregelmäßig durcheinander, bald aber wird der Schnabel farblos, weil alle Chlorophyllkörper aus ihm zurücktreten; doch nicht bloß diese, auch die Kerne ziehen ab, nur einer bleibt übrig, er zeichnet sich durch etwas erheblichere Größe aus (Fig. 275, *4*). In ihm haben wir nichts anderes als den zukünftigen Eikern vor uns. Die Wanderungen von Chromatophoren und Kernen finden damit aber nicht ihr Ende, vielmehr rücken alle Kerne bis auf den Eikern immer mehr gegen die Basis des Oogoniums vor und spazieren (Fig. 275, *3*, *4*) schließlich aus dem letzteren heraus in den Tragfaden, wo man sie dann nach Beendigung des Prozesses in großen Massen vorfindet (Fig. 275, *5*). Die Kerne wandern aber nicht allein, sie werden von Chlorophyllkörnern in mäßiger Zahl und auch von Plasma begleitet. Das Wanderplasma mit seinen Einschlüssen kann man bei Vauch. sessilis auch am lebenden Objekt deutlich erkennen.

Ist das Oogonium von allen überflüssigen Bestandteilen gesäubert, so wird dasselbe durch eine Querwand vom Tragfaden getrennt. Diese bildet sich genau unter den Formalitäten, die wir bei der Sporangienentwicklung bereits schilderten; ist also auch eine Doppelwand.

Nach Fertigstellung dieser (Fig. 275, *5*) tritt Öl und Chlorophyll mehr gegen das hintere Ende des Oogoniums zurück, während sich im Schnabel feinkörniges, völlig farbloses Protoplasma sammelt. Der Eikern liegt ziemlich weit vom Schnabel entfernt etwa in der Mitte des ganzen Organs, das nunmehr geschlechtsreif ist. Ist das Stadium erreicht, so öffnet sich der Schnabel unter Verquellung der Membran, ein Teil des Plasmas tritt als farblose Kugel heraus (Fig. 275, *6 pl*), immer aber bleibt ein aus dichten Plasmamassen gebildeter Empfängnisfleck zurück (Fig. 275, *6*, *8*).

Nach allem wird mit dem Plasmaballen keine Kernsubstanz ausgeschieden, und ebensowenig verdankt, das muß wohl noch gesagt werden, der Eikern irgend welchen Verschmelzungen sein Dasein. Er liegt auch nach der Öffnung (Fig. 275, *9*) an der alten Stelle, d. h. etwas rückwärts von den Plasmamassen des Empfängnisfleckes zwischen großen Vakuolen.

Die Öffnung des Oogons erfolgt bei Vauch. sessilis zwischen 2 und 4 Uhr morgens. Nur mit einer Differenz von wenigen Minuten öffnet sich auch das Antheridium und die Spermatozoiden stürzen auf das unmittelbar daneben liegende Ei. Eine der männlichen Zellen dringt in das Ei ein (Fig. 275, *9*) und der Spermakern wandert langsam, d. h. in einigen Stunden auf den Eikern zu. Während dieser Zeit wird zunächst eine Membran gebildet, welche sich quer vor die Mündung legt (Fig. 275, *10*) und dann an die alte Haut anschließt (soweit ich sehe, umhüllt sie nicht die ganze Zygote). Dann verteilt sich das Plasma des Vorderendes gleichmäßig in der jungen Zygote, und entsprechend wandern die Chlorophyllkörper mehr nach vorn, um sich ebenfalls gleichmäßig zu verteilen. Endlich vereinigen sich beide Kerne (Fig. 275, *12*—*14*) unter erheblicher Auflockerung. Die alternde Zygote bildet eine derbe Haut, speichert sehr viel Öl und verfärbt ihre Chromatophoren derart, daß sie kaum noch kenntlich sind.

Das Ruhestadium kann lange dauern. Bei der Keimung sprengt der Inhalt die dicke Außenhaut und tritt als Keimschlauch hervor.

Vaucheria aversa ist auffallend durch die großen Mengen des Wanderplasmas (Fig. 276, *1* u. *2*). Auf den durch die Figur gekennzeichneten Stufen finden wir den Eikern weit vorn im Schnabel, Ölmassen liegen in der Mitte, an der Rückseite des Oogons sammelt sich aber eine dicke, rötlich gefärbte Masse mit zahlreichen Chromatophoren. Mit Leichtigkeit sieht man am lebenden Objekt,

wie das alles in den Faden hinausrutscht, und durch Färbungen konstatiert man die vielen Kerne in ihm. Ist das Oogon von dem Wanderplasma befreit, wird die Wand gebildet und nun drängt sich an der Rückseite alles derart zusammen, daß die Ölkügelchen sich oft gegeneinander abplatten Fig. 276, *4*. Da auch die Hauptmenge des Plasmas aus dem Vorderende zurückweicht, erscheint dieses glashell. Solche Stadien stehen unmittelbar vor der Öffnung; der Schnabel verquillt, wenn der Prozeß beginnen soll, sehr rasch an seiner Spitze, und gleichzeitig fast schrumpft das Plasma zu einer Kugel zusammen (Fig. 276, *5*), welche ganz lose im Oogon liegt. An dem so formierten Ei ist die der Öffnung zugekehrte Seite etwas heller, sie stellt einen schwach entwickelten Empfängnisfleck dar.

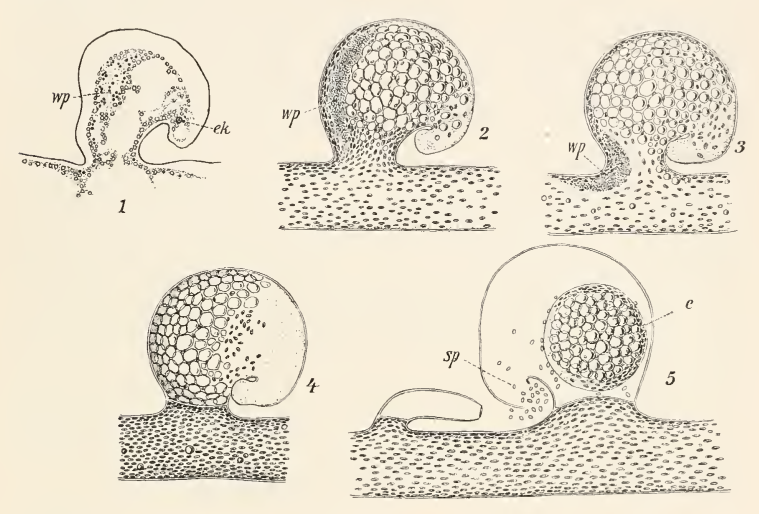


Fig. 276. Oogonentwicklung bei *Vaucheria aversa* n. OLTMANNS. *ek* Eikern. *e* Ei. *sp* Spermatozoiden. *wp* Wanderplasma.

Ob bei der Öffnung des Oogoniums von Vauch. aversa Plasma in nennenswerten Mengen abgegeben wird, bezweifle ich, dagegen ist klar, daß bei der Formung des Eies sehr viel Vakuolenflüssigkeit ausgestoßen werden muß. Die Erscheinung ist hier eklatanter als an irgendeiner anderen Alge, im übrigen aber ist sie nicht so selten; ich erinnere nur an die Kontraktion der Gameten resp. Zygoten bei Spirogyra usw.

Dem einen oder dem anderen der beschriebenen Typen schließen sich die verschiedenen Vaucheria-Arten an, welche HEIDINGER sehr sorgfältig untersuchte. Auch die Arten, welche die Oogonien auf kurzen Seitenästen tragen, benehmen sich so wie alle anderen und nicht einmal Woronina (Vaucheria) dichotoma zeigt bemerkenswert anderes. Die Angabe von SOLMS bezüglich einer abweichenden Membranbildung an der Basis der Oogonien bestreitet HEIDINGER wohl mit Recht.

Eine etwas isolierte Stellung nimmt Vaucheria arrhyncha HEIDINGER ein. Das in normaler Weise gereifte Ei sprengt das ganze Oogonium auf seinem Scheitel, ein Schnabel oder etwas ähnliches fehlt, das Ei hängt nur noch lose

in der Hülle. Die Spermatozoiden treten von allen Seiten heran, ein Empfängnisfleck ist nur angedeutet, es scheint fast als ob die Spermatozoiden überall eindringen könnten. Die Oosporen verfärben sich nicht.

Die Bedingungen für die Bildung der verschiedenen Fortpflanzungsorgane studierte Klebs. Da wir in einem besonderen Abschnitt auf diese Frage zurückkommen, gebe ich hier nur das Wichtigste.

Zoosporen entstehen bei Überführung der Fäden aus strömendem in stehendes Wasser (s. auch Stockmayer) oder bei den auf feuchten Substraten lebenden Formen durch Überflutung. Auch Lichtverminderung löst die Zoosporenbildung aus.

Aplanosporen der Vaucheria geminata sind mit großer Sicherheit durch Kultur in mäßig feuchter, ja fast trockener Luft zu erzielen, demgemäß findet man sie im Freien, wenn die Algen aufs Trockene geraten. Die gleichnamigen Gebilde konnte Ernst bei Vauch. piloboloides hervorrufen, wenn er den Salzgehalt herabsetzte. Licht, Veränderung der Menge an anorganischen Salzen usw. waren unwirksam. Ganz allgemein scheint es, als ob die Aplanosporen-Bildung durch andere Faktoren ausgelöst wird als die Zoosporen-Entwicklung.

Sexualorgane verlangen als Vorbedingung eine gute Ernährung, die durch gute Beleuchtung, Kultur in Zucker usw. erreicht werden kann. Unter diesen Voraussetzungen bilden sie sich nach längerem Aufenthalt in stehendem Wasser, in feuchter Luft usw., doch ist dazu außerdem ein ziemlich intensives Licht erforderlich. Man kann danach ungefähr sagen, Licht löst die Bildung von Sexualorganen, Dunkelheit die von Zoosporen aus.

Natürlich wirken auch andere Faktoren; so konnte Klebs durch Temperaturen von 25—26° eine gesteigerte Antheridienbildung erzielen. Solchen künstlich hervorgerufenen Zuständen begegneten u. a. Hick, Campbell und Nichols im Freien.

Das Verhalten der Algen am Standort ist kaum mit wenigen Worten präzis anzugeben. Sehr häufig, zumal im fließenden Wasser findet man die Vaucherien steril. In mäßig große Kulturgefäße überführt bilden sie im stehenden Wasser zuerst Zoosporen, soweit solche überhaupt vorkommen, dann aber nach einiger Zeit Geschlechtsorgane.

Verwandtschaften.

Die Verwandtschaften der Siphonocladiales scheinen mir durch ein Beispiel aus einer ganz anderen Familie am besten klargelegt zu werden. Manche Callithamnien sind einkernig, manche mehrkernig, Griffithia aber vergrößert ihre axilen Gliederzellen ganz außerordentlich, während sie die Wirteläste (Bd. 2) stark reduziert. Jene Gliederzellen aber erhalten Netzchromatophor und zahlreiche Kerne. Kennte man die Fortpflanzungsorgane nicht, so wäre Griffithia wohl eine „rote Siphonocladiacee“ genannt worden.

Was in der Gruppe der Ceramiaceen klar liegt, kann man auch für die Siphonocladiaceen vermuten. Man kann annehmen, daß Ulothrix-ähnliche, verzweigte oder unverzweigte Algen unter Vergrößerung ihrer Faden-Gliederzellen, Vermehrung der Kerne und Abänderung der Chromatophoren zu Cladophoren, Chaetomorphen usw. wurden. Einen Fingerzeig dafür bieten die Chroolepideen und die wenigkernigen Rhizoclonien.

Ähnlich wie Griffithia können dann Siphonocladus, Boodlea, Struvea, Anadyomene, Microdictyon usw. verstanden werden durch die Annahme, daß die basalen Stammzellen sich erheblich vergrößerten, während die übrigen

kleiner blieben. Einen willkommenen Übergang zu diesen Gattungen bildet Cladophoropsis. Von den Cladophoreen führt dann Eudesmis hinüber zu Valonia, die schon FAMINTZIN mit jener Gruppe in Beziehung brachte. Es handelt sich um eine Siphonocladiaceae, bei welcher nur wenige Zellen entwickelt sind. Das bedeutet in gewissem Sinne eine Reduktion, und solche geht am weitesten bei Halicystis, wo alles auf eine einzige Zelle konzentriert ist (S. 365).

Nur konsequent ist es, wenn wir auch die Dasycladaceen auf dieselbe Wurzel zurückführen. In der ganzen Gruppe sind die Keimpflanzen fädig verzweigt, ohne daß irgend ein Glied besonders hervorträte. Erst im Laufe der Einzelentwicklung werden einige wenige Zellen für den Aufbau des Thallus in besonderer Weise verwertet. Bei Dasycladus und seinen Verwandten vergrößert sich die Hauptachse gewaltig und trägt verhältnismäßig kurze Seitenäste. Ausgestaltung und Phylogenie derselben wurden oben geschildert. Bei Acetabularia wird ein einziger Wirtel des Verzweigungssystems zum Schirm ausgestaltet, die andern aber abgestreift.

Alle bislang erwähnten Siphonocladiales sind isogam, als oogame Gattung muß aber noch Sphaeroplea hinzugezogen werden. Sie an Chaetomorpha u. a. speziell anzureihen, liegt wohl nahe, und ich glaube, diese systematische Stellung ist selten bestritten worden.

Über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Siphonales dürften die Meinungen besonders weit auseinander gehen. Man kann sie mit oder ohne Einschluß der Siphonocladiaceen, wie das auch BOHLIN getan, an Protococcoideen oder gar an Flagellaten anschließen. Es wäre durchaus möglich, z. B. Protosiphon als ein Zwischenglied anzusprechen und anzunehmen, daß von diesem die reich verzweigten Siphoneenfäden ihren Ursprung nehmen.

Allein ich glaube, daß noch ein anderer Weg gangbar ist. Ich will denselben hier betreten, obwohl ich weiß, daß der Versuch manchen Widerspruch finden wird. Er steht aber in Übereinstimmung mit BLACKMAN und TANSLEY, mit BESSEY wie auch mit anderen. Verhältnismäßig gleichgültig ist es, ob man, wie das BESSEY tut, Siphonales und Siphonocladiales zu einer Familie zusammenfaßt, oder sie getrennt behandelt.

Ich nehme an, daß die Siphoneen aus den Cladophoreen hervorgingen, indem letztere die Fähigkeit der Querwandbildung mehr oder weniger völlig einbüßten.

In dem großen Keimschlauch von Siphonocladus treten Zellwände erst ganz verspätet auf und in den zweifellos homologen jungen Keulen der Struvea (Fig. 233) werden solche überhaupt nicht mehr gebildet (ob sie noch durch die Querringe der Membran angedeutet werden, ist zweifelhaft). Also schon in dieser Gruppe kommen die großen Zellen wenigstens zum Teil durch gehemmte Wandbildung zustande. Ganz ähnlich, meine ich, sei in den Schläuchen von Halimeda, Codium, Bryopsis usw. die Querwandbildung unterdrückt, sie kommt aber andeutungsweise noch in manchen Gattungen und an manchen Orten vor. Z. B. finden wir bei Espera, Penicillus u. a., die wir für die niedrigsten Codiaceen zu halten pflegen, dicke Ringwulste (Fig. 387) in so regelmäßigen Abständen, daß man unwillkürlich an Cladophorafäden erinnert wird, und zwar an die jungen, noch nicht gegeschlossenen Wände derselben. Das sind, glaube ich, ebensowenig Zufälligkeiten, wie die Anklänge an Cladophoren, welche die Wandbildung bei Codium, Bryopsis usw. dort zeigt, wo die Gametangien von den vegetativen Schläuchen abgegliedert werden.

Und schließlich, wie soll man die Wände deuten, die bei Caulerpa gelegentlich gefunden werden? REINKE beschrieb ja solche (S. 415) bei

Caulerpa hypnoides u. a. in den von ihm als Niederblätter bezeichneten Fortsätzen. Treffen meine Vermutungen das Richtige, dann wäre auch die Bezeichnung der Siphoneen als nicht zelluläre Pflanzen (Sachs) in ein neues Licht gerückt.

Wir betonten soeben nur ganz allgemein die mögliche Verwandtschaft von Siphonales und Siphonocladiales. Welche Gruppe der ersteren schließt an die letzteren an? Ich meine, das seien die Codiaceen. Aurainvillea, Penicillus u. a. können wohl mit verflochtenen Cladophoren wie Spongocladia u. a. verglichen werden, umsomehr, als in den Endzellen dieser Gattung die Querwandbildung auszusetzen scheint.

Nahe Beziehungen der Codiaceen zu den Bryopsideen sind ja, besonders mit Rücksicht auf Pseudobryopsis, fraglos vorhanden. Sind die Bryopsideen Vorläufer der Codien? Das ist nicht sicher. Sind sie umgewandelte Codiaceen?, auch das ist unklar. So mögen sie einfach einstweilen mit den ebenso unklaren Derbesiaceen neben dieselben gesetzt und der Zukunft weitere Klärung der Sachlage überlassen werden.

Das letztere auch bezüglich der Caulerpen zu sagen, wäre vielleicht das Beste; doch ich erwähne kurz einiges aus der Literatur. Murray möchte die Caulerpen an die Siphonocladiaceen direkt anschließen, indem er besonders auf Einschnürungen an den Stämmen der Caulerpa ligulata u. a. hinweist, welche denjenigen von Struvea, Apjohnia usw. ähnlich seien. Wille, Correns, Reinke dagegen sprechen Bryopsis als Ausgangspunkt der Caulerpen an, indem sie auf Membranzapfen in älteren kriechenden Stämmen der Bryopsis usw., wie auch auf Ähnlichkeiten in der Reaktion der Membranen hinweisen. Beide Tatsachen scheinen mir nicht hinreichend beweiskräftig zu sein; ich glaube vielmehr, daß man erst einmal versuchen muß, die primitivste Caulerpa herauszufinden. Das wäre C. fastigiata und diese hat in ihrem ganzen Wuchs und Aussehen tatsächlich erhebliche Ähnlichkeiten mit Siphonocladiaceen.

C. fastigiata könnte aber auch eine reduzierte Form sein, dann wäre es möglich, die gefiederten Caulerpen herauszugreifen und mit Bryopsis zu vergleichen.

Ich vermag mir ein definitives Urteil über die engere Verwandtschaft der Caulerpen noch nicht zu bilden.

Zu den Gewohnheiten der meisten Algologen gehört es, die Vaucherien als das oogame Endglied der Siphoneen-Reihe anzusehen. Das läßt sich auch eventuell verteidigen, und ich glaube sogar, daß man Anklänge an Bryopsiden und Codien finden kann, wenn man nämlich Vauch. dichotoma und Vauch. Thureti als älteste und einfachste Arten ansieht. Die Sexualorgane stehen hier einfach seitlich am Mutterfaden, sie haben fast dieselbe Form wie bei Codium und die Antheridien der V. dichotoma führen noch recht reichlich Chlorophyll. Dazu kommt, daß die Abtrennung der Oogonien von ihrem Tragfaden, wie sie Solms für V. dichotoma beschreibt, der Abgliederung der Gametangien bei Codium usw. weitgehend gleicht. Die gekrümmten Oogonien anderer Vaucherien wären danach als abgeleitete zu betrachten.

Diese immerhin plausible Ableitung vernachlässigt allerdings die Tatsache, daß die Chromatophoren der Vaucherien von denen der Bryopsideen in mancher Beziehung abweichen und auch abweichende Produkte liefern; sie ignoriert auch die abweichende Form der Spermatozoiden, deren Geißeln nicht an der Spitze sitzen wie bei den Schwärmern anderer Siphoneen, sondern seitlich. Aus diesen Gründen hat Bohlin die Vaucherien in eine besondere, völlig isolierte Gruppe gebracht. Das ist konsequent vom Stand-

punkt des „Cilien-Systematikers“ aus, aber mir scheint doch vorläufig diese Isolierung noch nicht notwendig zu sein. Man müßte wohl noch einmal die Entwicklung der Spermatozoiden genauer untersuchen.

Literatur.

Acton, E., On the structure and origin of Cladophora Balls. New Phytologist 1916. **15.**

Agardh, J. G., Til Algernes Systematik. VIII. Siphoneae. Lunds Univers. Årsskr. 1887. **23.**

Arcangeli, Su alcune alghe del Gruppo delle Celoblastee. Nuovo Giorn. Botan. Ital. 1874. **6**, 174.

Areschoug, Spongocladia ett nytt algslägte. Öfversigt af Kgl. Vetensk. Akad. Förhandlingar 1853. **10**, 201.

—, Observationes Phycologicae II. Nova acta Upsal. 1874/75, 3. ser. **9**, 1.

Arnoldi, W., Algologische Studien. Zur Morphologie einiger Dasycladaceen (Bornetella, Acetabularia). Flora 1912. **104**, 85—101.

—, Materialien zur Morphologie der Meeressiphoneen. II. Bau des Thalloms von Dictyosphaeria. Ebenda 1913. **105**, 144—161.

Askenasy, Algen. In Forschungsreise S. M. S. „Gazelle“. **4.**

Barton, E. S., The genus Halimeda. Siboga Expeditie, Monographe LX, 1901.

—, On the forms, with a new species, of Halimeda from Funafuti. Journ. of the Linn. soc. Bot., **34**, 479—482.

Bary, A. de, Über den geschlechtlichen Zeugungsprozeß bei den Algen. Ber. üb. d. Verhandl. d. Ges. z. Förderung d. Naturwiss. z. Freiburg 1856. **2**, 215.

— und Strasburger, Acetabularia mediterranea. Bot. Ztg. 1877. **35.**

Bennet, A. W., Non-sexual propagation and septation of Vaucheria. Ann. of Bot. 1892. **6**, 152.

Berthold, G., Zur Kenntnis der Siphoneen und Bangiaceen. Mitteil. d. zool. Station Neapel 1880. **2**, 73.

—, Die geschlechtliche Fortpflanzung von Dasycladus clavaeformis Ag. Bot. Ztg. 1880. **38.**

—, Verzweigung von Süßwasseralgen. Nova acta Leopoldina 1877. **40**, 153.

—, Verteilung der Algen im Golf von Neapel usw. Mitteil. d. zool. Station 1882.

—, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

Bessey, C. A., Structure and classification of the Siphonales. Transact. Amer. micr. soc. 1907. **27**, 47.

Birckner, V., Die Beobachtung von Zoosporenbildung bei Vaucheria aversa Hass. Flora 1912. **104**, 167—171.

Bitter, G., Zur Morphologie und Physiologie von Microdictyon umbilicatum. Pringsh. Jahrb. 1899. **34**, 199.

Borge, O., Über die Rhizoidenbildung bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen. Upsala 1894.

Börgesen, F., A contribution to the knowledge of the marine Algae-Vegetation on the coasts of the Danish Westindies. Bot. Tidsskrift 1900. **23.**

—, Contributions à la connaissance du genre Siphonocladus Schmitz. Kgl. danske Videnskabernes Selskabs forhandlinger 1905. **3**, 259—291.

—, An ecological and systematic account of the Caulerpas of the Danish West Indies. Kgl. dansk. selsk. skrift. 1907, 7 r. naturw. og math. **4**, 5.

—, The species of Aurainvilleas hitherto found in the shores of the Danish West Indies. Vidensk. Meddel. fra den naturhist. Foren i. Kbhvn. 1908, S. 27.

—, The Dasycladaceae of the Danish West Indies. Bot. Tidsskr. 1908. **28**, 271—283.

—, Some Chlorophyceae from the Danish West Indies. Ebenda 1911, **31**, 127 und 1912, **32**, 241.

—, The marine Algae of the Danish West Indies. I. Chlorophyceae. Dansk Botanisk Arkiv 1913. **1.**

Bornet, Ed., in Mission scientifique du Cap Horn 1882/83. 1888. **5.**

Brand, F., Eine bisher noch nicht beschriebene Cladophora. Sitz.-Ber. bot. Ver. München 1894. Bot. Zentralbl. **61**, 50.

—, Über drei neue Cladophoraceen aus bayr. Seen. Hedwigia 1895. **34**, 222.

—, Kulturversuche mit zwei Rhizoclonium-Arten. Bot. Zentralbl. 1898. **74.**

—, Cladophora-Studien. Ebenda 1899. **79**, 145 ff.

—, Über einige Verhältnisse des Baues und Wachstums von Cladophora. Beih. bot. Zentralbl. 1901. **10**, 481—521.

—, Die Cladophora-Aegagropilen des Süßwassers. Hedwigia 1902. **41**, 34.

—, Die Anheftung der Cladophoraceen usw. Beih. z. bot. Zentralbl. 1904. **18**[1], 165.

—, Über Cladophora crispata und die Sektion Aegagropila. Hedwigia 1905. **45**, 241—259.

Brand, F., Über die Faserstruktur der Cladophora-Membran. Ber. d. d. bot. Ges. 1906. 24, 64—70.
—, Zur Morphologie und Biologie des Grenzgebietes zwischen den Algengattungen Rhizoclonium und Cladophora. Hedwigia 1908. 48, 45—73.
—, Über Membran, Scheidewände und Gelenke der Algengattung Cladophora. Festschr. d. d. bot. Ges. 1908. 26, 114—144.
—, Über die Siphoneengattung Chlorodesmis. Ber. d. d. bot. Ges. 1911. 29, 606—611.
—, Über Cladophora humida n. sp., Rhizoclonium lapponicum n. sp. und deren bostrychoide Verzweigung. Hedwigia 1913. 53, 179—183.
Campbell, D. H., Some abnormal forms of Vaucheria. Amer. Natur. 1886. 20, 552.
Carter, N., The cytology of the Cladophoraceae. Ann. of Bot. 1919. 33, 467.
Chapman, F. and Mawson, D., On the importance of Halimeda as Reef-forming Organism etc. Quart. Journ. Geol. soc. 1906. 62, 702.
Church, A. H., The structure of the thallus of Neomeris dumetosa Lam. Ann. of bot. 1895. 9, 581.
Cohn, F., Mém. sur le développement et le mode de reproduction du Sphaeroplea annulina. Ann. sc. nat. bot. 1856. 4e sér. 5, 187. In deutscher Sprache ohne Tafeln in Monatsber. d. Akad. d. Wiss. in Berlin, Mai 1855.
Correns, C., Zur Kenntnis der inneren Struktur einiger Algenmembranen. Beitr. z. Morph. u. Phys. d. Pfl.-Zelle v. Zimmermann 1893. 1, 260.
—, Über die Membran von Caulerpa. Ber. d. d. bot. Ges. 1894. 12, 355.
Cramer, C., Über Halicoryne Wrightii. Züricher Vierteljahrsschrift 1895. 40, 265.
—, Über die verticillierten Siphoneen, bes. Neomeris u. Cymopolia. Neue Denkschr. d. allg. Schweiz. Ges. f. d. ges. Naturw. 1890. 30.
—, Über die verticillierten Siphoneen, bes. Neomeris u. Bornetella. Ebenda.
—, Über die Verhältnisse von Chlorodictyon foliosum J. Ag. (Caulerpeen und Ramalina reticulata). Ber. d. schweiz. bot. Ges. 1891, S. 100.
Crosby, C. M., Observations on Dictyosphaeria. Minnesota Bot. Studies 1903. 3. ser. 1, 61.
Davis, B. M., Oogenesis in Vaucheria. Bot. gaz. 1904. 38, 81—99.
—, Spore formation in Derbesia. Ann. of bot. 1908. 22, 1—21.
Derbès et Solier, Sur les organes reproducteurs des algues. Ann. sc. nat. bot. 1850. 3e sér. 14, 261.
— —, Mém. sur quelques points de la physiologie des algues. Supplément au Comptes rendus etc. 1856.
Dippel, L., Die neuere Theorie über die feinere Struktur der Zellhülle usw. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Ges. in Frankfurt 1876. 10, 181.
Dixon, H. H., Structure of Codium. Ann. of Bot. 1897. 11, 589.
Ernst, A., Siphoneenstudien. Beih. z. bot. Zentralbl. 1902. 13, 115—148. Ebenda 1904, 16.
—, Dass. II. Beitr. z. Kenntnis d. Codiaceen. Ebenda 1904. 16, 199.
—, Dass. III. Zur Morphologie und Physiologie der Fortpflanzungszellen der Gattung Vaucheria DC. — IV. Zur Kenntnis des Zellinhaltes von Derbesia. Flora 1904. 93, 514.
—, Beiträge zur Morphologie und Physiologie von Pitophora. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 1908. 7, [2], 18—55.
—, Die Assimilations- und Stoffwechselprodukte bei Derbesia-Arten. Verh. d. Schweizer naturf. Ges., 87. Vers., Winterthur 1904.
Fairchild, D. G., Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung bei Valonia. Ber. d. d. bot. Ges. 1894. 12, 331.
Famintzin, A., Beitrag zur Kenntnis der Valonia utricularis. Bot. Ztg. 1860. 18, 341.
Farlow, Über Vaucheria Thureti in Marine algae of New England and adjacent Coast. Report of U. S. Fish Commission for 1879.
Freund, Hans, Über die Gametenbildung bei Bryopsis. Beih. z. bot. Zentralbl. 1907. 21^1, 55.
Gay, F., Sur la morphologie des Cladophora. Journ. de bot. 1891. 5, 13.
—, Le genre Rhizoclonium. Ebenda, 5, 53.
—, Recherches sur le développement et la classification de quelques algues vertes. Diss. Paris 1891.
Gepp, E. S., The sporangia of Halimeda. The journ. of bot. 1904. 42, 193—197.
Gepp, A. and E. S., Notes on Penicillus and Rhipocephalus. Ebenda 1905. 43, 1.
Dies., Rhipidosiphon. Ebenda 1905. 43, 129.
Gepp, A. and E. S., Marine algae (Chlorophyceae and Phaeophyceae) and marine Phanerogams of the „Sealark"-Expedition. Transact. of Linn. soc. of London, 2. ser., Zoology 1909. 12.
Dies., The Codiaceae of the Siboga expedition, including a monograph of Flabellarieae and Udoteae. Uitkomst. op. zool. bot. etc. gebied verz. in Nederlandsch Oost-Indie 1899—1900 etc. Monogr. LXII. Leiden 1911. 4°.

GIBSON, H. and AULD, H. P., Codium. Liverpool, Marine Biol. Committee. Mem. IV.
GLÜCK, H., Eine neue gesteinbildende Siphonee (Codiacee) aus dem marinen Tertiär von Süddeutschland. Mitteil. d. Großh. Bad. Geol. Landesanstalt 1912. 7.
GOETZ, H., Zur Systematik der Gattung Vaucheria, speziell der Arten der Umgebung Basels. Flora 1897. **83**, 88.
GOLENKIN, M., Algolog. Notizen. Die fluoreszierenden Körper von Derbesia Lamourouxii. Bull. de la soc. imp. des naturalistes de Moscou 1895. 8, 269.
—, Algolog. Mitteilungen. Über die Befruchtung bei Sphaeroplea annulina und über die Struktur der Zellkerne bei einigen grünen Algen. Ebenda 1899.
GRAY, J. E., On Anadyomene and Microdictyon etc. Journ. of bot. 1866. **4**, 41.
HABERLANDT, G., Über den Geotropismus von Caulerpa prolifera. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 1906. **115**, I.
HAGEM, O., Beobachtungen über die Gattung Urospora im Kristianiafjord. Nyt. Mag. Nat. 1908. **46**, 289.
HANSTEIN, Reproduktion und Reduktion der Vaucheriazellen. Bot. Abh. v. Hanstein 1880. **4**, 45.
—, Lebenszähigkeit der Vaucheriazelle und Reproduktionsvermögen ihres protoplastischen Systems. Bot. Ztg. 1873. **31**, 697.
HARVEY, W., Nereis boreali-americana III. Smithsonian contribution to Knowledge 1858. **10**.
HAUCK, F., Cenni sopra alcune alghe dell' oceano indiano. Atti del museo civico di storia nat. di Trieste 1884. 7, 235.
HEERING, W., Die Süßwasseralgen Schleswig-Holsteins usw. Siphonales. Jahrb. d. Hamb. wiss. Anstalten 1905. **23**.
HEIDINGER, W., Die Entwicklung der Sexualorgane bei Vaucheria. Ber. d. d. bot. Ges. 1908 (Festschrift). **26**, 313—364.
HEINRICHER, E., Zur Kenntnis der Algengattung Sphaeroplea. Ebenda 1883. **1**, 433.
HEYDRICH, F., Rudicularia, ein neues Genus der Valoniaceen. Flora 1903. **92**, 97.
HICK, T., On a case of apogamy in Vauch. hamata (Vauch.) Lyngb. Bot. Jahresbericht. 18[1], 266.
HOWE, M. A., Observations on the Algal genera Acicularia and Acetabulum. Contrib. dep. of bot. Columbia Univ. Nr. 182. New York 1901.
—, Phycological studies, 1—5. Bull. Torrey bot. Club 1905—1911. **32—38**.
HURD, A. M., Codium mucronatum. Puget Sound Marine Station Publ. 1916. **1**, 109—135.
—, Codium dimorphum. Ebenda 211—218.
JANSE, J. M., Die Bewegungen des Protoplasmas von Caulerpa prolifera. Pringsh. Jahrb. 1890. **21**, 263.
—, An investigation on polarity and organformation with Caulerpa prolifera. K. akad. van wetensch. Amsterdam. Meeting saturday, Dez. 24, 1904.
—, Onderzoekingen over polariteit en Orgaanvorming bij Caulerpa prolifera. Versl. kgl. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam Wis. en Natuurk. Afd. 1904/05. **13**, 364.
—, Polarität und Organbildung bei Caulerpa prolifera. Pringsh. Jahrb. 1906. **42**, 394.
—, Über Organveränderung bei Caulerpa prolifera. Ebenda 1910. **47**, 73.
IWANOFF, L., Über neue Algen und Flagellaten (Stigeoclonium, Vaucheria, Spirogyra, Gonyostomum), welche an der biol. Station zu Bologoje gefunden worden sind. Bull. des Natural. de Moscou 1899, Nr. 4.
KJELLMAN, F. R., Studier ofver Chlorophycéslägtet Acrosiphonia J. Ag. Bih. svensk. Vet. Akad. Handlingar 1893. **18**.
—, Derbesia marina från Norges Nordkust. Bihang till K. svenska Vet. Akad. Handl. 1897. **23**, 3. Nr. 5.
—, Zur Organographie und Systematik der Aegagropilen. Nova Act. Reg. soc. Upsala 1898, Ser. 3.
KLEBAHN, H., Die Befruchtung von Sphaeroplea annulina Ag. Festschr. f. Schwendener. Berlin 1899. S. 81.
KLEBS, G., Zur Physiologie der Fortpflanzung von Vauch. sessilis. Verh. d. naturf. Ges. zu Basel 1892. **10**, 45.
—, Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
KLEMM, P., Über Caulerpa prolifera. Ein Beitrag zur Erforschung der Form- und Richtkräfte in Pflanzen. Flora 1893. **77**, 460.
KUCKUCK, P., Zur Fortpflanzung von Valonia Gin. Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **20**, 355—357.
—, Abhandlungen über Meeresalgen. I. Über den Bau und die Fortpflanzung von Halicystis und Valonia. Bot. Ztg 1907. **65**, 139—185.
KURSSANOW, L., Über die Teilung der Kerne bei Vaucheria. Biol. Zeitschr. (Moskau) 1911. **2**, 13—26.
KÜSTER, E., Zur Anatomie und Biologie der adriatischen Codiaceen. Flora 1898. **85**, 170.
—, Über Derbesia und Bryopsis. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **17**, 77.

Lagerheim, G. v., Über die Süßwasserarten der Gattung Chaetomorpha Kütz. Ber. d. d. bot. Ges. 1887. **5**, 195.

Lauterborn, R., Die Vegetation des Oberrheins. Verh. d. naturhist.-med. Vereins Heidelberg 1910. N. F., **10**.

Magnus, P., Über Verzweigungserscheinungen bei den Cladophoren. Berl. Ges. naturf. Freunde 1873. Bot. Z. 1873.

Meyer, R., Entwicklungsgeschichte der Sphaeroplea annulina Ag. Bull. soc. imp. natur. Moscou 1905, S. 60.

Micheels, Henri, Recherches sur la Caulerpa prolifera. Bull. acad. roy. de Belgique 1911. S. 110.

Mirande, R., Recherches sur la composition chimique de la membrane et le morcellement du Thalle chez les Siphonales. Ann. des sc. nat. Bot. 1913, 9e sér. **18**.

Moebius, M., Beitrag zur Kenntnis der Algengattung Pitophora. Ber. d. d. bot. Ges. 1895. **13**, 356.

—, Algologische Beobachtungen über eine Wasserblüte und eine Cladophora. Hedwigia 1907. **46**, 279—287.

Montagne, C., Plantes cellulaires in Webb. Hist. nat. des îles Canares 1836/47. **3**, pt. 2.

Moreau, F., Sur les éléments chromatiques extranucléaires chez les Vaucheria. Bull. soc. bot. France 1911. **58**, 452—455.

—, Le chondriome et la division des mitochondries chez les Vaucheria. Ebenda 1914. **61**, 139—142.

Morellet, L. et J., Les Dasycladacées du Tertiaire parisien. Mem. de la soc. geol. de France 1913. **21**.

Murray, G., On a new species of Rhizilia from the Mergni Archipelago. Journ. of bot. **24**, 127. Transact. of Linn. soc. of London Bot. 1888, 2. ser. **2**, 225.

—, On Boodlea a new Genus of Siphonocladiaceae. Journ. Linn. Soc. Botany. London 1890. **25**, 243.

—, On new species of Caulerpa with observations on the position of the genus. Transact. of the Linn. soc. 1891. 3. ser. **2**.

—, On the structure of Dictyosphaeria Dcne. Phycolog. Memoirs 1892. **1**, 16.

—, On Halicystis and Valonia. Ebenda 1893. **2**, 47.

— and Boodle, L. A., A structural and systematic account of the genus Struvea. Ann. of Bot. 1888. **2**.

Dies., On the structure of Spongocladia Aresch. Ebenda 1888. **2**, 169.

Dies., A structural and systematical account of the genus Aurainvillea Dcsne. Journ. of bot. 1889. **27**, 67.

Nadson, G. A. und Brüllowa, L. P., Zellkerne und metachromatische Körner bei Vaucheria. Bull. jard. imp. bot. St. Pétersbourg 1908. **8**, 163—164.

Nägeli, C., Caulerpa prolifera. Zeitschr. f. wiss. Botanik von Schleiden u. Nägeli 1844. **1**, 134.

—, Die neueren Algensysteme. Zürich 1847.

Němec, B., Über die Kernteilung bei Cladophora. Bull. int. Ac. sc. Bohême 1910.

Nichols, A., Abnormal fruiting of Vaucheria. Bot. Gaz. 1895. **20**, 268.

Noll, F., Über die Funktion der Zellstofffasern der Caulerpa prolifera. Arb. d. bot. Inst. Würzburg 1888. **3**, 459.

—, Über den Einfluß der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen. Ebenda 1888. **3**, 466.

—, Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Ges. zu Frankfurt a. M. 1890. **15**, 101 u. 147.

—, Anlage und Anordnung seitlicher Organe bei Pflanzen, insbesondere bei Dasycladus. Sitz.ber. d. niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde 1896. 2. Hälfte.

—, Die geformten Proteine im Zellsaft von Derbesia. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **17**, 303.

—, Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biol. Zentralbl. 1903. **23**, 281.

Nordhausen, M., Über basale Zweigverwachsungen bei Cladophora und über die Verzweigungswinkel einiger monosiphoner Algen. Pringsh. Jahrb. 1900. **35**, 366—396.

Nordstedt, O., Algologiska Smasaker. I. Vaucheria sphaerospora. Botaniska Notiser 1878, S. 176. — II. Vaucheria-Studier. Ebenda 1879.

Oltmanns, F., Über die Entwicklung der Sexualorgane bei Vaucheria. Flora 1895. **80**, 388.

Oye, P. van, Kurzer Beitrag zur Kenntnis von Pithophora sumatrana (Mart.) Wittr. Hedwigia 1921. **63**, 43—47.

Pia, J. v., Neue Studien über die triadischen Siphoneae verticillatae. Beitr. z. Paläont. u. Geol. Österr.-Ungarns usw. 1912. **25**, 25.

—, Die Siphoneae verticillatae vom Karbon bis zur Kreide. Abh. d. zool.-bot. Ges. Wien 1920. **11**, H. 2.

Pringsheim, N., Über die Befruchtung und Keimung der Algen und das Wesen des Zeugungsaktes. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1855. Ges. Abh. **1**.
—, Über die männlichen Pflanzen und die Schwärmsporen der Gattung Bryopsis. Ebenda 1871,
Rauwenhoff, N. W. P., Recherches sur le Sphaeroplea annulina Ag. Arch. néerland. des sc. exact. et nat. 1888. **22**, 91.
Reinke, J., Atlas deutscher Meeresalgen. Berlin 1892.
—, Über Caulerpa. Wiss. Meeresunters., herausg. v. d. Komm. z. Unters. d. deutschen Meere usw. Abt. Kiel 1899. N. F. **5**, 1.
Richter, Chaetomorpha Henningsii n. sp. Hedwigia 1893, S. 70, 310.
Rosenvinge, L. K., Om nogle Vaextforhold hos Slaegterne Cladophora og Chaetomorpha. Botanisk Tidsskrift 1892. **18**, 30.
Rothpletz, A., Fossile Kalkalgen aus den Familien der Codiaceen und Corallinaceen. Zeitschr. d. d. geol. Ges. 1891. **43**, 295.
Sachs, J., Physiologische Notizen. X. Phylogenetische Aphorismen usw. Flora 1896. **82**, 173.
—, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl.
Schaarschmidt, J., Zur Reduktion des Thallus und die Sporenbildung bei Vaucheria. (Ungar.) Bot. Jahresber., **10**[1], 314.
—, Zellhautverdickungen und Zellulinkörner bei Vaucheria und Charen. (Ungar.) Ebenda, **13**[1], 389.
Schenk, A., Algologische Mitteilungen. III. Entwicklung der Fortpflanzungsorgane und Befruchtung von Vaucheria germinata. Verh. d. physikal.-med. Ges. zu Würzburg 1857. **8**, 247.
Schiffner, V., Die Stellung von Sphaeroplea im System. Ungar. bot. Blätter 1914. **12**, 288.
Schmitz, F., Über die Zellkerne der Thallophyten. Sitz.ber. d. niederrhein. Ges. in Bonn 1879, S. 345.
—, Über grüne Algen aus dem Golf von Athen. Sitz.ber. d. naturf. Ges. zu Halle, 30. Nov. 1878. Abgedruckt in Bot. Z. 1879. **37**, 168.
—, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschr. d. naturf. Ges. zu Halle 1879, S. 273.
—, Über die Bildung der Sporangien bei der Algengattung Halimeda. Sitz.ber. d. niederrhein. Ges. in Bonn, 14. Juni 1880. **37**, 140.
—, Die Chromatophoren der Algen. Verh. d. naturh. Ver. d. Rheinl. u. Westf. 1883. **40**.
Seward, A. C., Fossil plants for students of Botany and Geology. **1**. Cambridge 1898.
Solier, A. J. J., Mém. sur deux algues zoosporées devant former un genre distinct, le genre Derbesia. Ann. sc. nat. bot. 1847, 3e sér. **7**, 157.
Sollas, in: The Atoll of Funafuti. Rep. of the coral reef Committee of the roy. Soc. 1904.
Solms-Laubach, H. Graf zu, Über Vaucheria dichotoma D. C. Bot. Ztg. 1867. **25**, 361.
—, Einleitung in die Palaeophytologie. Leipzig 1887.
—, Über die Algengenera Cymopolia, Neomeris und Bornetella. Ann. Buitenzorg 1892. **11**, 67.
—, Monograph of the Acetabularieae. Transact. of the Linn. soc. London 1895, 2. ser. **5**.
Stahl, Über die Ruhezustände der Vaucheria geminata. Bot. Ztg. 1879. **37**, 129.
Steinmann, G., Über Boueïna, eine fossile Alge aus der Familie der Codiaceen. Ber. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. 1899. **11**, 62.
—, Über fossile Dasycladaceen vom Cerro Escamela, Mexiko. Bot. Ztg. 1899. **57**, 137.
—, Tetraploporella Remeši, eine neue Dasycladacea aus dem Tithon von Stramberg. Beitr. z. Palaeontologie Österr.-Ungarns 1903. **15**, 45.
—, Einführung in die Palaeontologie. Leipzig 1903.
Stockmayer, Vaucheria caespitosa. Hedwigia 1890. **29**, 173.
Strasburger, E., Zellbildung und Zellteilung, 3. Aufl., Jena 1880.
—, Bau und Wachstum der Zellhäute. Jena 1882.
—, Histologische Beiträge IV u. VI. Jena 1892 ff.
—, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena 1900.
Svedelius, Nils, Algen aus den Ländern der Magellanstraße usw. I. Chlorophyceae. Svenska Exped. till Magellansländerna 1900. **3**, Nr. 8.
—, Reports on the marine algae of Ceylon. I. Ecological and systematic studies of the Ceylon species of Caulerpa. Ceylon marine biolog. rep. 1906, Part II, 81—144.
Thuret, G., Observations sur le mouvement des spores des Algues. Ann. sc. nat. bot. 1843, 2e sér. **19**.
—, Recherches sur les zoospores des algues. Ebenda 1850, 3e sér. **14**, 214.
Tobler, F., Zur Organisation des Thallus von Codium tomentosum. Flora 1911. N. F., 3, 78.
Unger, Fr., Die Pflanze im Moment der Tierwerdung. Wien 1843.

Vaizey, J. R., Alternation of generations in green Plants. Ann. of Bot. 1890. **4**, 375.
Wakker, J. H., Die Neubildungen an abgeschnittenen Blättern von Caulerpa prolifera. Versl. en Mededeel. d. Kon. Acad. v. Wetensch. Afdeel. Natuurkunde. 3de Reeks. **2**, 251.
Walz, J., Beiträge zur Morphologie und Systematik der Gattung Vaucheria D. C. Pringsh. Jahrb. 1866/67. **5**, 127.
Weber van Bosse, Études sur des algues de l'archipel Malaisien. Ann. Buitenz. 1890. **8**, 79.
—, On a new genus of Siphonean Algae: Pseudocodium. Journ. Linn. Soc. Bot. 1896. **32**, 209.
—, Monographie des Caulerpes. Ann. Buitenz. 1898. **15**, 243.
—, Note sur le genre Dictyosphaeria. Nuova Notarisia 1905. **16**, 142.
Went, F. A. F. C., Les modes de reproduction du Codium tomentosum. Nederlandsch kruidkundig Archief 1889, 5te Deel.
Wille, N., Zellkerne bei Acrosiphonia. Sitz.ber. Biologisk Selskab. in Christiania. Bot. Zentralbl. 1900. **81**, 238.
Winter, A. W., Über die Vermehrung der Pflanzenzellen durch Teilung. Diss., mitgeteilt von Hugo v. Mohl. Flora 1837.
Wittrock, V. B., On the development and systematic arrangement of the Pithophoraceae. Act. reg. soc. Upsala 1876. 1877 vol. extraord.
—, Über eine subfossile, hauptsächlich von Algen gebildete Erdschicht. Bot. Zentralbl. 1886. **21**, 222.
Woronin, M., Recherches sur les algues marines Acetabularia et Espera. Ann. des sc. nat. bot. 1862, 4e sér. **16**, 200.
—, Beitrag zur Kenntnis der Vaucherien. Bot. Ztg. 1869. **27**, 137.
—, Vaucheria de Baryana n. sp. Ebenda 1880. **38**, 425.
Wright, Winter state of Bryopsis plumosa. Quart. journ. of micr. soc. 1879. **19**, 121.

Charales.

Zu dieser etwas abweichenden Gruppe zählen wir als einzige Familie die der Characeen mit den wenigen Gattungen Chara, Nitella, Tolypella, Lamprothamus, Lychnothamnus. Die beiden ersten sind die wichtigsten, die übrigen hat man vielfach zur Chara resp. Nitella gezogen.

Es handelt sich um Gewächse mit auffallend wirteliger Stellung der Seitenorgane, welche bald in zarten, nur wenige Zentimeter hohen Büschen auftreten, bald aber stattliche Formen von 1 m und mehr Höhe repräsentieren. Zu den ersteren gehören z. B. gewisse Tolypellen und Nitellen, zu den letzteren unter anderen die tropisch-amerikanische Nitella cernua Al. Braun.

Die Characeen sind im Boden der Gewässer festgewurzelt und Erfahrungen bei der Kultur unserer Algen lassen darauf schließen, daß diese Bewurzelung nur schwer entbehrt wird. Dem entspricht es, daß wir die Characeen auf kiesigem, sandigem oder schlammigem Grunde mit Vorliebe angesiedelt finden. Da unsere Pflanzen (nach Kühne) wenig sauerstoffbedürftig sind, hat für sie das Leben im modernden Grunde keine Schwierigkeit. Sie bilden in Süßwasserseen oft ausgedehnte Bestände, die sich in bestimmten Tiefenregionen zu Gürteln ordnen. Doch gehen die Charen auch in kleine und kleinste Wasserbehälter, als da sind Bäche, Tümpel, Gräben usw., über. In die See dringen sie nicht vor, dagegen werden sie in brackigen Gewässern oft in üppigster Entwicklung angetroffen. Kaum in einem Lande der Erde werden Characeen vermißt.

Die Characeen haben naturgemäß schon in frühen Zeiten die Aufmerksamkeit der Botaniker auf sich gezogen. Sie waren dann besonders die Lieblingskinder Al. Brauns, und diesem Forscher verdanken wir nicht bloß eine Bearbeitung der Arten, sondern auch richtige und genaue Angaben über den Aufbau der interessanten Gruppe. Später hat Sachs in seinem Lehrbuch die Charen in klassischer Weise dargestellt und illustriert. Er benutzte außer eigenen Beobachtungen Arbeiten von Nägeli, Pringsheim und Thuret. Diese wurden ergänzt durch de Barys Beobachtungen über Befruchtung und Keimung der Charen. Schließlich hat Migula alles Bekannte über die Charen in einem umfangreichen Werke, das auch ausführliche Literaturnachweise enthält, zusammengefaßt, Giesenhagen hat mancherlei Details über die Zellteilungen zu dem Altbekannten hinzugefügt; ihm folgten dann noch Ernst und seine Schüler, wie auch Kuczewski, Müller, Witt, Nonweiler, Sluiter.

In neuster Zeit klärte Ernst die Frage der Parthenogenesis.

Wir können hier nicht mehr als das Wichtigste bringen, den Kleinkram, der reichlich vorhanden, übergehen wir.

Vegetationsorgane.

Die Characeen lassen an ihren oberirdischen Sprossen ziemlich lange Internodien und zwischen diesen Knoten erkennen, welche in wirteliger An-

ordnung meist sechs bis acht Blätter, seltener mehr oder weniger tragen. Aus der Achsel eines dieser Blätter pflegt ein Seitensproß (meist Langtrieb) zu entspringen (Fig. 277).



Fig. 277. *Chara fragifera* Dur. Habitusbild n. MIGULA.

Das Internodium besteht in der Hauptsache aus einer einzigen schlauchartigen Zelle, die bei Nitella cernua 3 mm im Durchmesser und 25 cm in der Länge erreichen kann. Die Knoten stellen ein bikonkaves Scheibchen

dar, das aus mehreren Zellen aufgebaut wird. Die Blätter entspringen den Randzellen jener Scheibe.

Um das im einzelnen zu verstehen, verfolgen wir das Scheitelwachstum und die Entwicklung; wir halten uns zunächst an Nitella als an die einfachere Form.

Den Scheitel der Sprosse krönt eine sehr inhaltsreiche Zelle, welche eine gewölbte Außenseite und eine fast flache Basis hat (*sz* Fig. 278, *2*). Diese gliedert durch Querwände Segmente ab, solche zerfallen aber in eine obere und eine untere Hälfte. Erstere stellt die Anlage des Knotens (*kn*), letztere diejenige des Internodiums (*i*) dar. Über die junge Internodialzelle ist nur zu berichten, daß sie sich erheblich streckt und so von der Scheiben- zur Zylinderform übergeht, die junge Knotenzelle dagegen erfährt

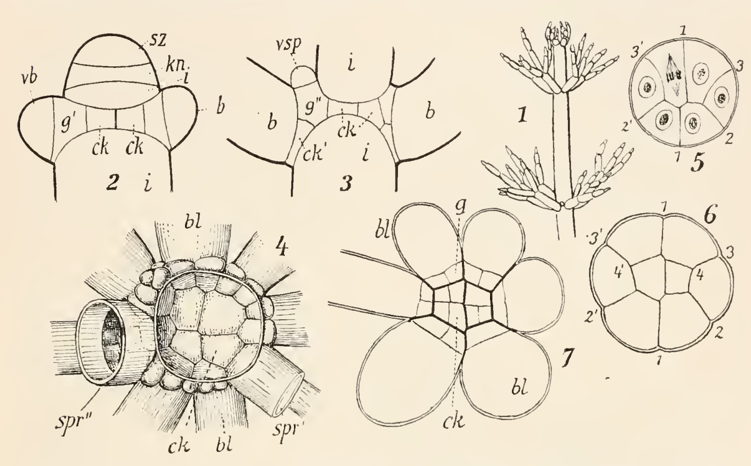


Fig. 278. *Nitella* u. *Chara* n. GIESENHAGEN. *1 N. gracilis*; kleiner Sproß. *2* dieselbe; Längsschnitt der Sproßspitze. *3* dieselbe; Längsschnitt eines Knotens. *4 N. syncarpa*; Knoten, herausgeschnitten und von oben betrachtet. *5*, *6 Ch. aspera*; jüngere Knoten quer. *7 N. gracilis*; älterer Knoten quer. Erklärung der Buchstaben im Text.

mannigfache Teilungen. Eine axile Längswand (*1—1* Fig. 278, *5*) zerlegt nach GIESENHAGEN den Knoten von Nitella in zwei Halbscheiben und in diesen werden dann von der einen Seite (sagen wir vorn) beginnend und nach hinten fortschreitend, sukzessive sechs Randzellen herausgeschnitten, während zwei zentrale Knotenzellen (*ck*) übrig bleiben. Die Reihenfolge, in welcher die fraglichen Zellen entstehen, ist aus Fig. 278, *5* und 278, *6* ohne weiteres ersichtlich.

Die Randzellen wachsen, wie Fig. 278, *2* und Fig. 278, *7* ergibt, in der Reihenfolge, in der sie gebildet sind, zu Blättern aus, welche im Bau den Hauptsprossen durchaus gleichen. Die in Fig. 278, *2* mit *vb* bezeichnete Zelle funktioniert als Scheitelzelle; sie liefert wieder Knoten und Internodien. Ein Unterschied besteht nur darin, daß die Blätter (man könnte sie auch Kurztriebe nennen) ein begrenztes Wachstum haben; die Scheitelzelle wird nach einiger Zeit zu einer nicht mehr teilungsfähigen Spitzenzelle, die dann einer Internodialzelle im wesentlichen ähnlich ist. Das schließt eine wiederholte Verzweigung der Blätter (Blättchenbildung usw.) nicht aus.

Die Blattquirle alternieren miteinander. Die Alternanz wird bedingt durch die Stellung der Wand *1* (Fig. 278, *5*, *6*); diese steht nicht immer gleich, vielmehr erscheint sie in den aufeinander folgenden Internodien jedesmal etwa 30° um die Achse des Sprosses gedreht. Da die Blätter sich an jene Wand gesetzmäßig anschließen, muß auch ihre Stellung sukzessive verschoben werden.

Die zentralen Knotenzellen sind, wie erwähnt, ursprünglich in Zweizahl vorhanden, sie erfahren später noch einige Teilungen; außerdem wird von den Randzellen, wenn sie zum Blatt auswachsen, eine Gliederzelle (*g*, *g'* Fig. 278, *2*, *7*) abgeschnitten. Diese teilt sich durch mehrere Wände, nicht genau so, aber doch ähnlich wie eine junge Knotenzelle, und man kann den resultierenden Zellkomplex sehr wohl als Basalknoten des Blattes bezeichnen. Seine Zellen sind in Fig. 278, *4* an den Blattbasen besonders deutlich erkennbar.

Von jenen Basalknoten geht nun auch die Verzweigung (Langtriebbildung) aus, und zwar entstehen die Seitensprosse in den typischen Fällen immer aus der Basis des ältesten Blattes, desjenigen, dessen Anlage in Fig. 278, *5*, *6* durch die Wände *1* und *2* begrenzt wird. Zwecks Bildung derselben wölbt sich die in der Blattachsel gelegene Zelle (Fig. 278, *3*) aufwärts vor und durch eine Wand wird die zukünftige Scheitelzelle (*vsp*) von einer basalen Gliederzelle (*g''*) abgeschnitten. Letztere liefert wieder durch Teilung einen mehr oder weniger vollkommenen Basalknoten; erstere wächst in bekannter Weise zum Sproß heran.

Wir haben von sechs Randzellen und demgemäß von sechsgliedrigen Blattwirteln gesprochen. Bei manchen Characeen aber wird diese Zahl vermehrt; besonders häufig treten je acht Blätter in die Erscheinung. Das kann seinen Grund in einer Vermehrung der Randzellen haben, die ganz nach den oben für die Sechszahl gegebenen Regeln erfolgt, doch kann die Entwicklung auch eine andere sein. Die erstgebildeten Randzellen nämlich (vgl. Fig. 278, *5*, *6*) wölben sich stark nach außen vor und trennen nun ihrerseits seitlich je eine Zelle ab, welche zu einem Blatte wird. Wie man solche Blätter zu deuten hat, braucht hier kaum erörtert zu werden; ich verweise u. a. auf Giesenhagen.

Auf dem geschilderten Wege sind z. B. die Blätter entstanden, welche in Fig. 278, *4* die Sprosse in ihren Achseln tragen. Jene Figur aber zeigt auch — und das gilt für viele andere Fälle ebenso —, daß die Bildung von Achselsprossen nicht immer auf das erste (älteste) Blatt beschränkt ist. Die Basalknoten der Blätter sind ganz allgemein die Bildungsstätten für allerlei neue Organe. Wir werden noch mehrfach davon zu berichten haben.

Das Gesagte gilt im wesentlichen für Nitella, bei Lamprothamnus und Chara komplizieren sich die Dinge ein wenig. Zwar ist die Teilung der Scheitelzelle, die Entstehung der Knoten und der langen Internodialzellen dieselbe, in den Knoten aber sind die Teilungen, welche in Verbindung mit der Blattbildung auftreten, etwas zahlreicher, und in Zusammenhang damit nehmen sich auch die Zellteilungsfolgen bei Entstehung der Achselsprosse ein wenig anders aus. Daß aber diese Dinge von prinzipieller Bedeutung seien, vermag ich nicht zu glauben. Giesenhagen, Ernst und seine Schüler haben die Dinge eingehend, fast Zelle für Zelle behandelt. Auf sie verweise ich.

Doch nicht blos die erwähnten Teilungen in den Knoten scheiden die Nitella von der Chara, in viel höherem Maße differieren beide Gattungen durch die Berindung der großen Internodialzellen, die bei Chara sehr

ausgeprägt ist, bei Nitella aber fehlt. Die Basalknoten der Blätter von Nitella sind bisweilen nicht ganz vollkommen ausgebildet; das kommt bei Chara nicht vor, hier sind stets alle Teile entwickelt, und das muß wohl so sein, weil die Balsalknoten die Rinde liefern. Schon auf ganz jungen Stufen sieht man, daß eine Zelle des Blattbasalknotens einen Fortsatz nach abwärts sendet (Fig. 279, *1 r*) und dasselbe besorgt eine andere Zelle desselben Knotens nach aufwärts. Diese Fortsätze sind die Anlagen der Rindenlappen, und dem Gesagten zufolge müßte jedes Blatt einen aufwärts und

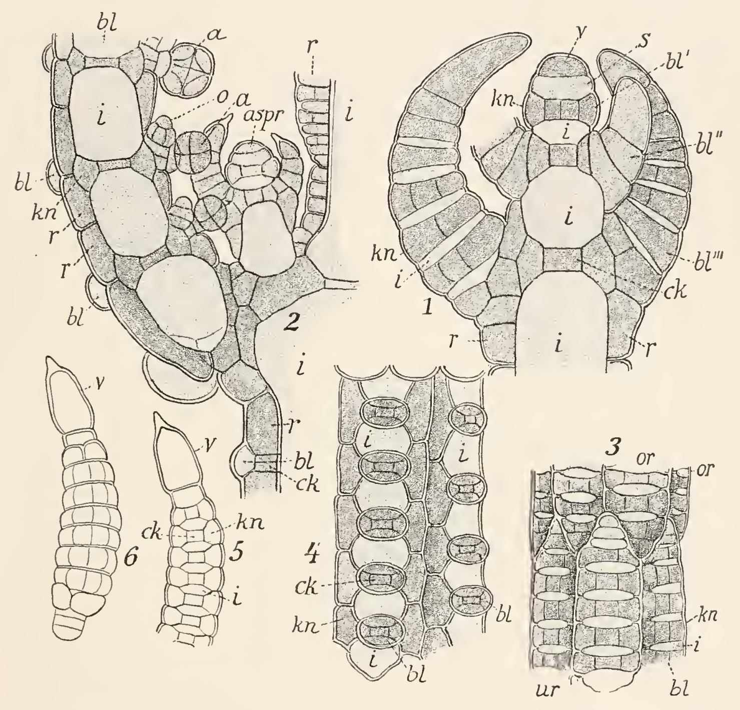


Fig. 279. *Chara fragilis* n. SACHS. *1* Längsschnitt des Scheitels. *2* Blatt, Blattachsel usw. im medianen Längsschnitt. *3* Rindenlappen eines Internodiums, von der Seite gesehen (junge Stufe). *4* dieselben älter. *5* junges Blatt im Längsschnitt. *6* dasselbe von der Seite. *i* Internodium. *kn* Knotenzellen. *ck* zentrale Knotenzellen. *bl* Blätter resp. deren Vertreter und Narben. *v* Scheitelzelle. *s* Segmente. *r* Rindenlappen. *or* obere, *ur* untere Rindenlappen. *o* Oogonien. *a* Antheridien.

einen abwärts gerichteten Lappen produzieren. Das trifft in der Hauptsache, aber nicht ganz zu, denn die in jedem Wirtel ältesten Blätter, welche in ihrer Achsel einen Seitensproß tragen, liefern keinen Beitrag zur Berindung der Langtriebe. Die Zahl der aufsteigenden Rindenlappen ist also um eins geringer als die der absteigenden.

Die Berindungselemente halten in ihrem Wachstum stets mit der Streckung der Internodien gleichen Schritt. Schon in den jungen Stadien,

wie sie z. B. Fig. 279, *3* wiedergibt, greifen die heterogenen Enden ineinander, die Internodialzelle liegt also bei Chara zu keiner Zeit der Entwicklung bloß.

Die jungen zur Berindung bestimmten Fortsätze sind zunächst einzellig, bald aber erhalten sie durch Teilung eine Scheitelzelle und entwickeln sich zu Längstreifen, vergleichbar Sprossen, die aufwärts oder abwärts über die Internodialzellen hinkriechen. Dies feste Anschmiegen an die Unterlage bedingt dann freilich eine einseitige resp. halbseitige Ausbildung der Berindungssprosse, wie aus deren eingehender Betrachtung leicht hervorgeht. Wir finden an ihnen (*i* Fig. 279, *3*, *4*) zunächst Internodialzellen von mäßiger Länge; diese werden getrennt durch kurz rechteckige, zentrale Knotenzellen (*ck* Fig. 279, *2*, *4*), und letztere werden nach außen umgeben von drei Zellen, die man Randzellen nennen mag. Die Lage der vier letztgenannten Zellen entspricht zunächst einer Hälfte der Fig. 278, *6*, und tatsächlich liegt auch hier nichts anderes vor als eine Hälfte eines Normalknotens mit einer zentralen und drei peripheren Zellen. Von den letzteren wachsen zwei **T**-förmig aus und schließen die zugehörigen kurzen Internodialzellen seitwärts (aber nicht nach auswärts) ein (Fig, 279, *4 kn*). Die mittlere Randzelle beteiligt sich an dieser partiellen Berindung der Längsstreifen nicht; sie wird in der Regel nur zu einem Körperchen, das knopfartig nach außen vorspringt (*bl* Fig. 279, *2*, *4*). Dasselbe stellt ein reduziertes Blättchen dar, und in manchen Fällen kann dasselbe auch zu einem längeren Dorn oder Stachel usw. auswachsen; darüber wie auch über manche Modifikationen der Rindenbildung geben die Systematiker (z. B. Migula) Auskunft; die Dinge sind von Art zu Art verschieden, aber häufig (z. B. bei Chara hispida, crinita usw.) für die Spezies charakteristisch. Es gibt Formen, welche der Rindenbildung ganz oder fast ganz entbehren, diese sind gebaut wie die anderen, aber die Rindenschläuche wachsen nicht aus.

Ähnlich wie bei Nitella sind auch bei Chara die Blätter den Sprossen durchaus ähnlich gebaut, hier wie dort können sie sich noch weiter verästeln, und wie bei der erstgenannten Gattung werden auch bei Chara die Scheitelzellen zu einer oft großen, spitzigen Endzelle umgewandelt, die nicht mehr teilungsfähig ist (Fig. 279, *5*). Die Berindung der Blätter wird danach auch derjenigen der Sprosse gleichen, es kommen nur kleine Abweichungen vor, die aber kaum erwähnt zu werden brauchen, höchstens kann man noch betonen, daß die Rindenlappeninternodialzellen, um auch dies schöne Wort nicht ganz zu unterdrücken, von den Rindenlappenknotenzellen ganz verdeckt werden, was ja an den Langtrieben (Fig. 279, *4*) nicht der Fall ist.

Wir sagten schon oben, daß die Basalknoten der Blätter bevorzugte Orte für Organbildung sind; dieses gibt sich auch darin zu erkennen, daß ihnen bei Chara häufig die von Al. Braun als Stipulae bezeichneten Gebilde entspringen. Das sind kurze oder lange, oft fast dornartige Einzelzellen, die aus allen oberflächlich gelegenen Zellen des Basilarknotens (Randzellen oder deren Derivate) vorgestülpt und dann durch Wände abgegliedert werden können.

Nach Ernst wachsen die Stipulae z. B. bei Nitella hyalina zu verzweigten Stipularblättern aus. Es wäre wohl möglich, daß diese die Vorläufer der Berindungsfäden bei Chara seien.

Für weitere Einzelheiten des Sproßaufbaues suchen wir ein Verständnis zu gewinnen, indem wir die Keimungsgeschichte verfolgen, die de Bary klarlegte, nachdem schon Nordstedt und Wahlstedt manches berichtet hatten.

Über die Vorgänge im Innern der Zygote berichten wir später. Hier genügt es vorläufig hervorzuheben, daß unter günstigen Verhältnissen die harte Haut der Oospore am Scheitel aufreißt und (Fig. 280, *1*) zwei farblose Fortsätze hervortreten läßt. Der eine ist die Anlage des Vorkeims, der andere stellt die junge Wurzel dar. Diese strecken sich alsbald (Fig. 280, *2*), und nun lassen sich die beiden Gebilde nicht bloß an ihrer Form, sondern auch an ihrer Farbe unterscheiden, denn der Vorkeim ergrünt. Schon früh weist er eine Anzahl von Querteilungen auf, und es mag scheinen, als ob alle resultierenden Zellen gleich seien. Dem ist aber nicht so.

Die unterste Zelle des Vorkeims (*vku*) streckt sich zwar, aber sie teilt sich nicht mehr, die oberen Zellen *vko* der Fig. 280, *2* verlängern sich, vermehren sich aber auch kaum (Fig. 280, *3*, *4*, *5*), nur in der Zelle, welche an die untere, lange Vorkeimzelle grenzt, werden stärkere Veränderungen bemerkbar. Von ihr wird nämlich nach unten wie auch nach oben eine Scheibe abgeschnitten. Die untere Scheibe ist der zukünftige Wurzelknoten (*wk*), die obere der zukünftige Sproßknoten (*sk*), das Zwischenstück ist ein Internodium (*i*). Schon in Fig. 280, *2* erkennbar, treten diese Vorgänge in Fig. 280, *3*, *4* besonders deutlich hervor.

Aus letzteren ist dann auch ersichtlich, daß in der unteren wie in der oberen Knotenanlage weitere Teilungen einsetzen, in der oberen (dem Sproßknoten) treten Längswände genau in der Reihenfolge auf, wie wir das für die Nitellaknoten (Fig. 278, *6*) schilderten; es resultieren wie dort zwei zentrale und sechs periphere Knoten- (resp. Rand-)zellen. Aus der ältesten Randzelle entwickelt sich der Vegetationspunkt eines Langtriebes (*vp* Fig. 280, *3*—*6*), aus den übrigen erstehen Blätter (*bl*). Der Langtrieb wächst zur normalen Charapflanze heran (*spr* Fig. 280, *6*); die am Sproßknoten angelegten Blätter (*bl*) bleiben relativ klein, sie erfahren auch keine Berindung, das Ende des Vorkeimes (*vko*) wird zur Seite geschoben; in Fig. 280, *6* ist es neben den drei Blättern an der Basis des Langtriebes (*spr*) nur durch seine etwas erheblichere Größe noch unterscheidbar.

Während dieser Vorgänge streckte sich das Internodium (*i*), welches Sproßknoten und Wurzelknoten trennt, und in letzterem vollziehen sich ebenfalls Teilungen, die zwar meistens weniger regelmäßig erscheinen als wir sonst bei den Characeen gewöhnt sind, die aber doch auch zur Entstehung einer Zellenscheibe führen. Deren Randzellen treiben dann alle oder doch zum Teil zu Schläuchen (*w*,, Fig. 280, *6*) aus, die sich in den Boden eingraben. Das sind Wurzeln, über deren Verzweigung wir unten reden. Die aus der Oospore direkt austretende Hauptwurzel (*w*, Fig. 280, *2*) wächst ebenfalls abwärts und gliedert sich wie alle anderen; an ihrer Basis aber, dort wo sie an die unterste Zelle des Vorkeimes angrenzt, bildet sie durch „Scheibenteilung" einen Knoten (*bk* Fig. 280, *6*), der sogar mehrschichtig werden kann, und dieser seinerseits läßt wiederum Wurzeln (*w'*) hervorgehen.

Wurzelknoten wie basaler Knoten der Hauptwurzel liefern aber nicht nur jene Seitenwurzeln, sie können auch in vielen Fällen sekundäre Vorkeime (*vk'*, *vk''*) produzieren, die sich weiter entwickeln als der primäre.

Man kann jene Vorkeime als akzessorische bezeichnen, und in die gleiche Kategorie gehören auch wohl diejenigen Gebilde gleichen Namens, welche Pringsheim aus den Sproßknoten alter Charastücke entspringen sah, die den Winter überdauert hatten (er nannte sie Zweigvorkeime). Auch künstliche Zerstückelung von Charasprossen führt bei geeigneter Kultur der Stücke zu Vorkeimen, desgleichen, wie Richter zeigte, die Zerstörung des Vegetationspunktes. Alle die fraglichen Gebilde gleichen dem primären Vorkeim, den wir schon beschrieben haben.

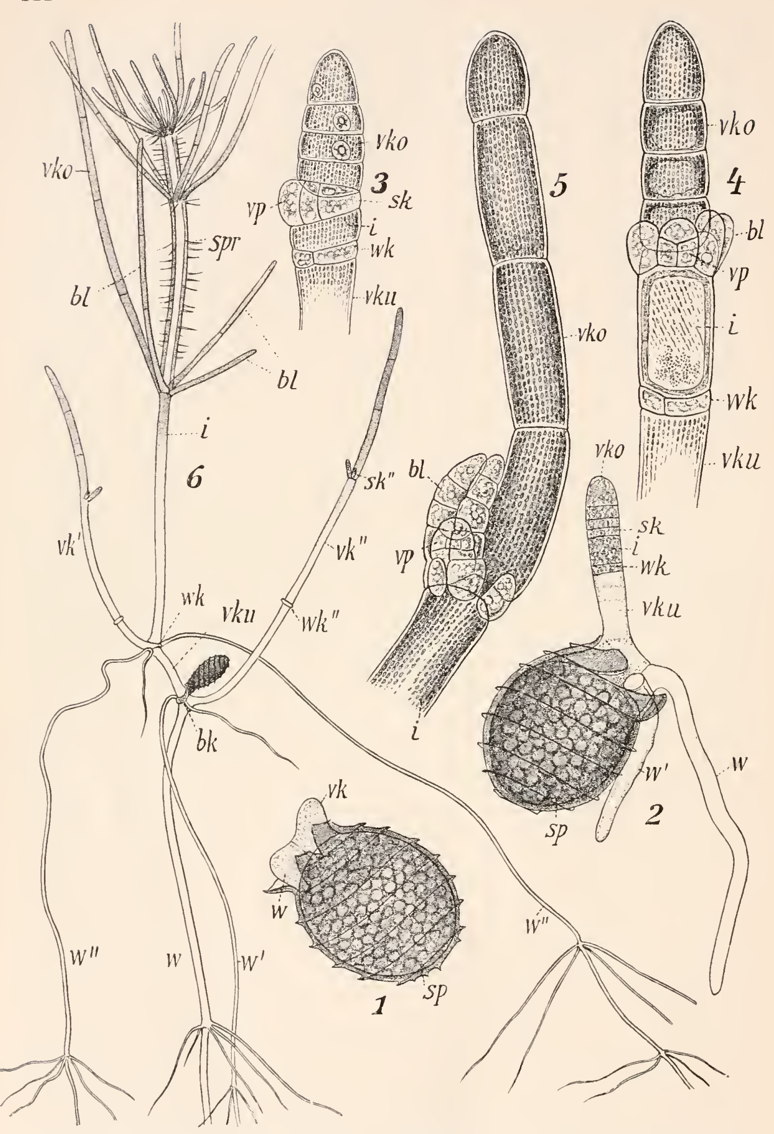


Fig. 280. *Chara*-Keimlinge n. DE BARY u. PRINGSHEIM. *1, 2* junge Keimungsstadien der Oosporenfrucht. *3, 4, 5* obere Enden von Vorkeimen. *6* junges Pflänzchen. *sp* Oosporenfrucht. *w* Wurzel. *vk* Vorkeim. *vku* unterer, *vko* oberer Teil desselben. *i* Internodium. *sk* Sproßknoten. *wk* Wurzelknoten. *bk* Basalknoten der Wurzel. *bl* Blätter. *vp* Vegetationspunkt des Sprosses.

Solchen Vorkeimbildungen reihen sich die nacktfüßigen Zweige der Charen an, die wiederum PRINGSHEIM studierte (s. auch RICHTER). An überwinterten und zerstückelten Charen usw. brechen im Frühjahr nicht bloß aus den Blattachseln, sondern auch aus beliebigen anderen Knotenzellen Zweige hervor, welche sich durch fehlende oder mangelhafte Berindung ihrer untersten Internodien auszeichnen. Besonders erwähnenswert sind wohl die Fälle, in welchen die Rindenlappen zwar gebildet werden, aber fast wie

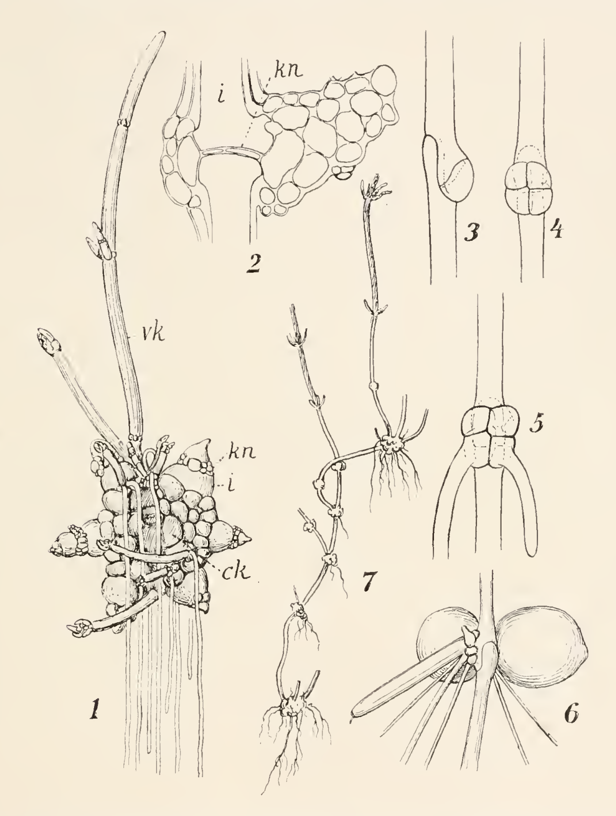


Fig. 281. Knöllchenbildung usw. n. GIESENHAGEN. *1* austreibendes Sproßknöllchen von *Chara stelligera*. *2* Sproßknöllchen von *Chara baltica* im Längsschnitt. *3, 4, 5* Verzweigung der Rhizoiden von *Chara aspera*. *6* Wurzelknöllchen von demselben. *7* untere Teile des Sprosses von *Chara baltica* mit Knöllchen. *vk* Vorkeim. *ck* zentrale Knotenzelle. *i* Internodium. *kn* Knoten.

Blätter abstehen, statt die Internodien zu umhüllen. Gerade hier zeigt sich am besten, daß die Rindenelemente nur modifizierte Sprosse sind.

Zweigvorkeime und nacktfüßige Zweige können am nämlichen Knoten vorkommen.

Das Überwintern alter, morphologisch nicht veränderter Sproßstücke und das Austreiben der überlebenden Knoten führt nun hinüber zu dem Ausdauern gewisser Charen mit Hilfe von Sproßknöllchen. Solche Organe haben ältere Autoren besonders für Chara baltica und Chara (Tolypellopsis) stelligera beschrieben, und MIGULA wie GIESENHAGEN und KUCZEWSKI haben die Dinge neuerdings studiert. Die vom Boden der Gewässer bedeckten Sproßteile dieser (wie auch wohl mancher anderen) Arten sind natürlich farblos, außerdem meistens mangelhaft oder garnicht berindet. An den Sproßknoten finden sich bei Chara baltica weiße, unregelmäßige Körper, die ca. 1 mm Durchmesser erreichen mögen (Fig. 281, *7*). Längsschnitte durch die Organe, die man wohl als Knöllchen bezeichnen kann, zeigen (Fig. 281, *2*) die Internodialzellen (*i*) der Sprosse, dazwischen Knotenzellen (*kn*), und man sieht leicht, daß es sich um unregelmäßige Erweiterungen des Knotenrandes handelt. Mit absoluter Sicherheit läßt sich mehr kaum sagen, doch glaube ich, GIESENHAGEN hat Recht, wenn er behauptet, daß die fraglichen Vorstülpungen usw. nichts anderes sind als äußerst unregelmäßig ausgestaltete Blätter, deren Zellen sich mit Reservestoffen füllten.

Bei Chara stelligera ist es ganz sicher, daß sich metamorphe Blätter am Aufbau der Sproßknöllchen beteiligen. Hier sind die Dinge ungemein regelmäßig; isoliert man eins jener Organe, so kann man (Fig. 281, *1*) mit Leichtigkeit alle Teile eines normalen Knotens erkennen, die zentralen, die Randzellen usw. Man sieht dann auch die Blattinternodien (*i*) unberindet unter Füllung mit Stärke anschwellen, während deren Knoten reduziert werden. Die Knöllchen werden in allen Fällen durch Zerstörung der Sproßinternodien frei; sie keimen im Frühjahr und liefern dann, wie in den früheren Fällen, Vorkeime und nacktfüßige Zweige (Fig. 281, *1*).

Wir erwähnten oben die Bildung von Wurzeln aus dem Wurzelknoten (Fig. 280, *6*); hier mag hinzugefügt werden, daß solche auch aus fast allen Sproßknoten hervorgehen können. Das geschieht besonders an den unteren Regionen der Pflanzen, die von Schlamm, Sand usw. auf dem Boden der Gewässer bedeckt sind. Die Basalknoten der Blätter, mögen diese an den fraglichen Sproßknoten voll entwickelt sein oder nicht, sind natürlich wieder die Bildungsstätten der Wurzeln. Geht, wie das nicht selten ist, der Wurzelbildung eine Teilung der Knotenzellen vorauf, so entstehen natürlich ganze Wurzelbüschel.

Die Wurzeln (Rhizoiden) stellen, mögen sie entspringen wo sie wollen, stets lange unberindete Schäuche dar, die an ihrer Spitze wachsen. Von einer Differenzierung in Knoten und Internodien kann kaum noch die Rede sein, dagegen findet allerdings eine Gliederung durch eigenartige, schräg gestellte und gekrümmte Wände statt (Fig. 281, *3*). An solchen Stellen erweitern sich die Nachbarzellen ein wenig, und das Ganze gewinnt, wie AL. BRAUN betonte, das Aussehen zweier gegeneinander gesetzter menschlischer Füße.

Neben den gekrümmten Wänden entstehen dann auch Seitenwurzeln in mehr oder weniger großer Zahl, und zwar geht die Verzweigung stets von dem unteren Ende des oberen Wurzelgliedes aus (Fig. 281, *3*); dieses schwillt an, und durch eine Wand, die zur schiefen Trennungsfläche der Gliederzellen annähernd senkrecht steht, wird die Anschwellung als besondere Zelle abgeschnitten (mit AL. BRAUN müßte man sagen, daß die Zehenregion vom Fuß getrennt wird).

Die neu entstandene Zelle zerfällt durch eine Längs- und eine Querwand (Fig. 281, *4*) in vier Teile, deren jeder alsbald zu einer Seitenwurzel auswachsen kann (Fig. 281, *5*), doch teilen sich die fraglichen vier Zellen meistens durch wiederholte Wände weiter, und so resultieren mehr oder

weniger große Büschel von Rhizoiden, die natürlich ihrer Entstehung gemäß, immer einseitig an der Mutterwurzel inseriert sind.

Ähnlich wie die Sprosse können nun auch die Wurzeln Knöllchen bilden. Letztere hat wiederum GIESENHAGEN in ihrer Entwicklung am eingehendsten verfolgt (s. auch KUCZEWSKI). Bei Chara aspera erhält man im einfachsten Falle (Fig. 281, *6*) zwei große blasig aufgeschwollene Zellen, welche Stärkemassen usw. führen. Diese stehen an Stelle der in Fig. 281, *5* gezeichneten fädigen Wurzeln. In anderen Fällen können noch zwei weitere Blasen aus den oberen beiden Zellen des Wurzelknotens entstehen.

Wenn diese Organe nun auch an Stelle von Wurzelfäden stehen, sind sie doch nicht durchaus einzellig, sie besitzen vielmehr an ihrer Basis eine Zellscheibe, die einen Knoten darstellt, und führen außerdem an ihrer Spitze eine Gruppe von Zellen, die man wiederum als einen Knoten ansprechen kann. Das muß erwähnt werden, weil aus dem basalen Knoten der Bulbille (sichtbar in Fig. 281, *6* links) nicht bloß Rhizoiden, sondern auch schlauchige Reservestoffbehälter hervorgehen können, und weil außerdem bei der Keimung der basale wie der apikale Knoten Vorkeime zu liefern imstande ist. Die in Rede stehenden Gebilde rücken damit relativ nahe an die Sproßknöllchen der Chara stelligera heran. Auch bei Lamprothamnus- und Lychnothamnus-Arten kommen solche Blasenbulbillen vor. (MC. NICOL.)

Die Wurzelknöllchen anderer Charen besitzen die großen Blasenzellen nicht. Sie gehen aber auch zurück auf die vier Zellen (Fig. 281, *4*) der Wurzelknoten. Aus diesen entstehen durch wiederholte Teilung ziemlich zahlreiche Zellen, welche sich mit Stärke füllen. Eine regelmäßige Lagerung der diese Knöllchen aufbauenden Elemente ist meistens kaum zu erkennen; da die peripheren sich halbkugelig vorwölben, gewinnt das Ganze ein Morusfrucht-ähnliches Aussehen. Das gilt u. a. auch für Chara fragifera, Ch. delicatula und Ch. baltica, Arten, bei welchen ja auch (s. oben) Sproßknöllchen vorkommen. Beiderlei Knöllchen sind sich in diesen Fällen sehr ähnlich. Auch in der Keimung zeigen sich keine Differenzen.

Der Inhalt der Characeenzellen bietet kaum etwas besonderes, solange es sich um annähernd isodiametrische Elemente handelt. Die Zellen der Knoten z. B. haben den üblichen Kern ungefähr in der Mitte, die zahlreichen kleinen linsenförmigen Chromatophoren an der Peripherie gelagert; und dasselbe gilt mutatis mutandis auch für die Scheitelzellen und deren Segmente, solange sie nicht gestreckt sind. In diesen Fällen ist die Mitose eine ganz normale, man zählte (STRASBURER, ÖHLKERS) 12—24 Chromosomen bei den verschiedenen Arten und zwar in allen Teilen der Vegetationsorgane. Anders wird die Sache in den Internodien, sobald deren Streckung beginnt, überhaupt wohl in allen Zellen der Characeen, die sich erheblich vergrößern ohne noch Teilungen zu erfahren. Hier bemerkte zuerst SCHMITZ ein einfaches Durchschnüren der Kerne, d. h. eine Amitose. STRASBURGER, JOHOW, DEBSKI, KAISER, GOETZ haben die Angaben von SCHMITZ bestätigt. Die fraglichen Kerne treten in besagten Zellen in erheblicher Zahl auf, sie haben mehr Nukleolarsubstanz und weniger Chromatin als die normalen Kerne.

Centrosomen wurden bei Chara nicht gefunden.

In den Rhizoiden kommen sogenannte Glanzkörner vor, welche als Statolithen angesprochen wurden (GIESENHAGEN, SCHROEDER, ZACHARIAS).

In den Schlauchzellen der Internodien usw. liegen die Chromatophoren wiederum ganz peripher, sehr nahe der Wand; sie sind oft in regelmäßigen

Reihen zierlich geordnet (Fig. 283). Dabei fällt auf, daß zwei Längsstreifen (*i*) an entgegengesetzten Seiten der Zelle frei bleiben und deshalb weiß erscheinen; sie verlaufen in den Blättern meist nur wenig schräg, in den Internodien aber sind sie etwas stärker schraubig gewunden. Die Chlorophyllkörner sind in eine dünne Plasmaschicht eingebettet, welche ruhig liegt und demnach auch jene selbst festhält; innerhalb dieser ruhenden Lage aber findet man das Plasma in einer ziemlich energischen Strömung, es vollzieht sich eine Rotationsbewegung, welche an der einen Seite der Zelle auf-, an der anderen absteigt (die Pfeile der Fig. 283 deuten das an). Die hellen Streifen pflegen die Grenze für die entgegengesetzten Strömungen darzustellen; in ihnen sind die Plasmateilchen ohne nennenswerte Bewegung (Interferenzstreifen). Das ist erklärlich, denn nach Votava sind die Streifen nach innen vorspringende Membranleisten, welche die Bewegung hemmen bzw. regeln.

Die Strömungen benachbarter Zellen sind nicht ohne Beziehungen zueinander, Al. Braun zeigte vielmehr, daß die Richtung der rotierenden Bewegung durch die ganze Pflanze gesetzmäßig geregelt ist. Sie steht in Beziehung zum morphologischen Aufbau der Sprosse und Wurzeln; so wird die Rhizoidbildung gefördert an der Seite des absteigenden Stromes, die Entwicklung von Blättern und Sprossen an der Seite des aufsteigenden. Allerdings ist nicht erwiesen, daß die Stromrichtung die Ursache jener Bildungen sei, vielmehr scheint die in der Pflanze aus vorläufig unbekannten Ursachen gegebene Polarität sowohl die Stromrichtung als auch die Lage der Organe zu bestimmen (Strasburger).

Die chlorophyllführende und die strömende Plasmamasse bilden zusammen einen dicken Wandbelag, der nun seinerseits eine große Vakuole einzuschließen pflegt; letztere wird, soweit man sieht, von den Bewegungen nicht beeinflußt.

Mitgeführt aber werden im Plasma noch mancherlei Einschlüsse, u. a. die sogenannten Wimperkörperchen oder Stachelkugeln (Overton). Es sind das nach Votava Eiweißkörper, die auch in anderer Form — als einfache Ballen usw. vorkommen können.

Alles, was soeben über die Zellen in den Characeensprossen gesagt wurde, gilt, was kaum verwunderlich, auch für die Wurzeln, nur fehlen natürlich in ihnen die gefärbten Chromatophoren.

Die Wand der Characeenzelle besteht aus zwei Lagen, wie so häufig bei den Algen, die innere ist reine Zellulose, die äußere stellt eine Cuticularschicht von unbekannter Zusammensetzung dar (Kallose?). Sie quillt leicht gallertartig auf und dürfte auch den kohlensauren Kalk aufnehmen, der sich bei manchen reichlich eingelagert findet. Absolut konstant ist aber dieses Merkmal für die Arten nicht. Soweit ich sehe, können alle normaler Weise inkrustierten Arten gelegentlich kalkfrei vorkommen. Die Innenschicht der Wand bildet nach einwärts häufig nicht bloß die oben erwähnten Leisten, sondern auch Zapfen, Wulste usw. Diese nehmen unter ungünstigen Bedingungen zu; z. B. durch Laboratoriumsluft (Votava).

Sexualorgane.

Außer der Vermehrung durch Knöllchen usw. besitzen die Characeen keine ungeschlechtliche Fortpflanzung. Um so ausgiebiger ist die geschlechtliche, sie erfolgt durch Antheridien und Oogonien. Die Antheridien sind im reifen Zustande leuchtend gelb bis rot gefärbte Kugeln, die Oogonien erscheinen als eiförmige Körper, welche von grünen Schläuchen spiralig um-

wunden sind (Fig. 282, *A*). Wegen dieser Umhüllung erhielten sie von AL. BRAUN den Namen Sporenknospen, später von SACHS den Namen Eiknospen. Will man nicht einfach von berindeten Oogonien reden, wie mir das mit CELAKOWSKI am natürlichsten erscheint, so ist der letzte Name zweifellos vorzuziehen.

Die Antheridien stehen immer terminal an Blättern, Blättchen usw., die Oogonien entspringen, soviel ich sehe, ganz allgemein aus dem unmittelbar unter dem Antheridium befindlichen (Basal-)Knoten. Äußerlich und auf den ersten Blick schauen freilich die Dinge etwas bunter aus, denn die zur Bildung von Sexualorganen verwendeten Blätter gehören bei den verschiedenen Gattungen verschiedenen Ordnungen an, und außerdem sind nicht wenige Arten diözisch. Auch bei den monözischen Spezies wird übrigens Selbstbefruchtung vielfach dadurch verhindert, daß die Oogonien sich viel später entwickeln als die Antheridien.

Die oben über die Stellungsverhältnisse der Oogonien und Antheridien gegebenen Regeln mögen nun zunächst an Chara erläutert werden. Hier stehen die Sexualorgane immer auf der ventralen Seite der Blätter, meist in ziemlich langer Reihe (Fig. 279, *2*). Sind die Arten monözisch, so ergibt sich das Bild der Fig. 282, *A*; das Oogon ist aufgerichtet, das Antheridium abwärts gekehrt; ist nur eins von beiden Organen gegeben, so ändert sich die Stellung nicht wesentlich.

Fig. 282. *Chara fragilis* n. SACHS. *A* Blattstück mit Antheridium (*a*) und Eiknospe (*S*) im erwachsenen Zustande. *B* dasselbe im Jugendstadium. *SK* Eiknospe. *b* Blatt. β, β' Blättchen, β'' Brakteolen. *c* Krönchen. *l*, *w* Internodien. *u* Blattknotenzelle. *br* Berindungslappen.

An den sterilen Blättern der Charen bildet sich das älteste Blättchen in jedem Knoten auf der Bauchseite des ersteren; an den fertilen tritt nun stets ein Antheridium an Stelle jenes ersten Seitenorgans (*a* Fig. 279, *2*).

Es ist eben nichts anderes als ein metamorphes Blättchen, das seine Endzelle zum spermatozoidbildenden Organ umgestaltet, im übrigen bildet es wie jedes Blatt einen Basalknoten, und dieser liefert (Fig. 282, *B*) in üblicher Weise nach unten hin einen Berindungslappen (*br*), nach oben hin aber die Eiknospe (*SK*). Diese steht also an Stelle eines Achselsprosses oder eines oberen Rindenlappens, denn unmittelbar über der Eiknospe setzt die Berindung aus, wie aus Fig. 279, *2* leicht ersehen werden kann.

Der Basalknoten des Antheridiums bildet außer dem Oogonium an seinen Flanken noch zwei Blättchen (β'' Fig. 282, *A*), die AL. BRAUN Brakteolen nannte. Sie hüllen, zusammen mit einigen Blättchen (β'), welche aus dem Blatt direkt hervorgehen, die Eiknospe etwas ein.

Bei rein männlichen Charen bleibt das Oogon einfach unentwickelt, bei weiblichen steht an Stelle des Antheridiums ein normales Blättchen, das man „Braktea“ nennen kann.

Von Chara weicht Lamprothamnus insofern ab, als die Oogonien zwar auch aus dem Basalknoten des Antheridiums hervorgehen, jedoch nicht an dessen innerer, sondern an der äußeren, vom Muttersproß abgekehrten Seite. Im erwachsenen Zustand erscheinen die fraglichen Gebilde deshalb gerade umgekehrt gestellt als bei Chara in Fig. 282.

Entwickelt Chara ihre Antheridien seitlich am Blatt, so bilden sie sich bei Nitella am Ende eines solchen; anders ausgedrückt am Ende der Hauptstrahlen des Quirls. Die Terminalzelle des Blattes wird zum Antheridium, unter demselben entwickelt sich der unvermeidliche Knoten (Fig. 283, *A*), und aus diesem gehen dann zum mindesten einige Blättchen hervor; bei monözischen Arten entstehen aus ihm außerdem Oogonien. Die Anlage eines solchen ist z. B. in Fig. 284, *3* links unschwer erkennbar; ihr gegenüber hat sich ein Blättchen (*3*) entfaltet. Die Zahl der unter den Antheridien entwickelten Oogonien schwankt bei Nitella und ihren Verwandten (Tolypella) nicht unerheblich, doch dürfte die Zweizahl vorherrschen.



Fig. 283. *Nitella flexilis* n. SACHS. *A* fast reifes Antheridium am Ende eines Blattes; neben ihm zwei Blättchen. *B* Manubrium mit Köpfchen und spermatogenen Fäden. *C—F* Entwicklung der Spermatozoiden in den Fäden. *G* freie Spermatozoiden. *i* Interferenzstreifen.

Abweichungen von diesen Typen ergeben sich von selbst und brauchen nicht besprochen zu werden.

Verfolgen wir nun die **Entwicklung** und den **Aufbau der Sexualorgane** im einzelnen, so finden wir, daß die Antheridien in ihren jüngsten Stufen ziemlich genau kugelige Zellen darstellen, welche einer oder zwei fast scheibenförmigen Zellen aufsitzen. Diese letzteren mögen gleich als Basalzellen bezeichnet sein; sie grenzen direkt an den Knoten, welcher das Antheridium trägt und die oben erwähnten Blättchen produziert (Fig. 284, *1*, *2*); wenn sie auch manche Formveränderungen erfahren (Fig. 284, *3*), so teilen sie sich doch nicht mehr. Die von den Basalzellen getragene Kugelzelle wird zuerst durch aufeinander senkrechte Längswände in Quadranten zerlegt, in jedem derselben entsteht eine Querwand. So resultieren vier obere und vier untere Oktanten. Wenn das geschehen, zerfallen die letzteren durch je eine perikline Wand in eine äußere und eine innere Zelle, wie aus Fig. 284, *1* ersichtlich ist. Die innere Zelle wird nochmals in gleicher

Weise zerschnitten, und so besteht jeder Oktant aus einer äußeren (*w*), einer mittleren (*m*) und einer inneren (*k*) Zelle (Fig. 284, *2*).

Ist dies Stadium erreicht, so wachsen die verschiedenen Teile nicht mehr gleichmäßig weiter; die peripheren Zellen (*w*) zeigen starkes Flächenwachstum, infolgedessen entsteht in der Mitte des jungen Antheridiums ein Hohlraum, in welchen die Zellen *m*, die sich inzwischen radial gestreckt haben, säulenartig hineinragen; sie tragen an ihrem inneren Ende die abgerundeten Zellen *k*, welche zwar Auswüchse (*f*) treiben, aber sich noch berühren und sich auf die Basalzelle (*b*) auflegen, die sich inzwischen columellaartig in den entstehenden Hohlraum vorgewölbt hat (Fig. 284, *3*).

Damit sind aber alle wesentlichen Bestandteile des Antheridiums gegeben, die wir nun im einzelnen betrachten: die Wand (*w*), die Manubrien (*m*) und die Köpfchen (*k*) mit den spermatogenen Fäden (*f*).

Ihrer Entstehung gemäß baut sich die Wand aus acht flachen, gekrümmten Zellen auf, die den Namen „Schilder“ führen. Die Oktantenwände, welche sie einst sonderten, sind noch immer erkennbar; die vier oberen Schilder sind dreiseitig, die vier unteren aber unregelmäßig vierseitig; wenn man will, dreiseitig mit einer abgestutzten Ecke; sie umfassen eben gemeinsam die Basalzelle.

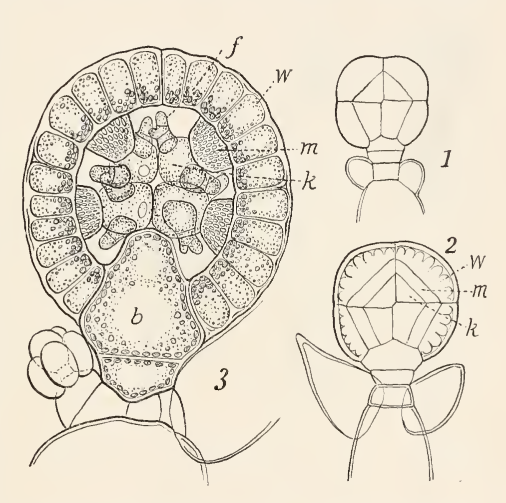


Fig. 284. *Nitella flexilis* n. SACHS. *1—3* Antheridien in verschiedenen Entwicklungsstufen. *w* Wand. *m* Manubrium. *k* Köpfchen. *f* spermatogene Fäden. *b* Basalzelle.

Von den Seitenwänden der Schilder dringen (Fig. 283, *A*) Einfaltungen der Zellhaut gegen die Mitte vor, berühren sich aber nicht. So entsteht ein System von Kammern, das auf Längsschnitten (Fig. 284, *3*) zahlreiche Zellen vortäuschen kann. Die Schilder enthalten in der Jugend reichlich Chlorophyllkörner, diese wandeln sich aber später zu roten Körpern um; natürlich sind sie die Ursache der oben erwähnten charakteristischen Färbung. Die Chlorophyllkörper, wie deren Derivate, halten sich stets an der einwärts gekehrten Wand der Schilder.

Die Manubrien (Griffe) sind jeweils in Einzahl der Mitte der Schilder aufgeheftet; sie erscheinen auch später noch säulenförmig und bedürfen keiner weiteren Erörterung; dasselbe könnte auch von den Köpfchenzellen als solchen gelten, wenn sie nicht ihrerseits zahlreichen anderen Zellen den Ursprung gäben. Jede liefert nämlich an ihrer Peripherie ungefähr sechs Zellchen (sekundäre Köpfchen) und von diesen entspringen dann je vier lange Fäden, welche in den Hohlraum des Antheridiums einwachsen und diesen gemeinsam mit den von den anderen Köpfchen stammenden im bunten

Gewirr ausfüllen. Der Zusammenhang der Fäden mit den Manubrien ist leicht erkennbar, wenn man sie durch Druck freilegt (Fig. 283, *B*).

Die Fäden muß man, wie oben geschehen, als spermatogene bezeichnen. Sie teilen sich in zahlreiche kurz-scheibenförmige Zellen mit großem Kern und aus jeder einzelnen wird (Fig. 283) ein schraubig gewundenes Spermatozoid mit zwei Geißeln gebildet. Der Vorgang ist folgender: In den Scheibenzellen rückt der Kern (*k*) nahe an die eine Längswand (Fig. 285, *1*), und bald zieht sich das Plasma ein wenig von der Wand zurück. Belajeff fand diese Kontraktion auch in den lebenden Zellen, durch sie wird um die trommelförmige Plasmamasse jeder Gliederzelle eine Rille geschaffen, welche später zur Aufnahme der Geißeln dient. Die Kerne liegen nicht immer, aber doch häufig an der gleichen Seite des Fadens, speziell dort, wo derselbe gekrümmt ist, rücken sie an die konvexe Seite (Fig. 285, *3*).

Nun macht sich in unmittelbarer Nähe des Kernes der Blepharoplast in Gestalt einer intensiv färbbaren Warze bemerkbar, aus ihm entspringen die Geißeln (*g*) und wachsen in der vorgenannten Rinne in mehreren Windungen um das Plasma der Mutterzelle herum (in Fig. 285, *1*—*6* deuten die dunklen Punkte (*g*) den Durchschnitt der Cilien an).

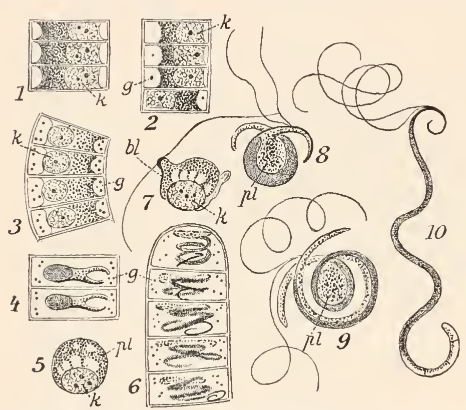


Fig. 285. Spermatozoidentwicklung der Charen n. Belajeff. *1*—*4* u. *6* Stücke spermatogener Fäden von der Seite. *5*, *7*—*9* spermatogene Zellen im Querschnitt (Wand fehlt). *10* reifes Spermatozoid. *k* Kern. *pl* Plasma. *bl* Blepharoplast. *g* Geißeln.

Während die Geißeln angelegt werden, zeigt die Plasmamasse der einzelnen spermatogenen Zelle zunächst noch einen kreisförmigen Querschnitt (Fig. 285, *5*), bald aber beobachtet man an ihr zwei Fortsätze (Fig. 285, *7*), die in verschiedenen Ebenen liegen. Der eine entsteht nämlich am oberen, der andere am unteren Ende des Zellleibes. Durch Auswachsen in entgegengesetzter Richtung werden jene Vorsprünge zum Vorder- resp. Hinterende des Spermatozoids. Wie Fig. 285, *7* zeigt, sitzen die Geißeln ursprünglich terminal am Blephoraplasten (*bl*) resp. an der Anlage des Mundstückes, später aber werden sie unter erheblicher Streckung des Cilienträgers auf die Seite desselben verschoben.

Der ursprünglich mit dem üblichen Gerüst versehene Kern erscheint späterhin völlig homogen, er streckt sich bald zu einem Bande (Fig. 285, *8*) und wächst nun gleichmäßig mit dem Vorder- und Hinterende zu dem bekannten, spiralig gewundenen Körper aus. Das Plasma der Zelle, anfänglich noch zwischen den Spiralen sichtbar (Fig. 285, *8*), legt sich in seiner Hauptmasse dem Kern auf der Innenseite der Windungen an (Fig. 285, *9*), überzieht denselben aber auch in ganz dünner Schicht auf der Außenseite. Bei vollständiger Reife der Spermatozoiden treten freilich diese speziell den Kern umkleidenden Plasmamassen nicht mehr so scharf hervor, während

natürlich das plasmatische Vorder- und Hinterende stets klar sichtbar sind. So die Angaben Belajeffs. Mottier läßt den Blepharoplasten nicht als Warze entstehen, welche später gestreckt würde, sondern gibt an, daß dieses Organ simultan rings herum an der Peripherie der Zelle herausmodelliert werde und dann die Cilien von Anfang an seitlich entspringen lasse.

Aufbau und Entwicklung der Spermatozoiden bei den Characeen stimmt in allen wesentlichen Punkten mit denjenigen gleichnamiger Organe von Moosen und Farnen, ja von Cycadeen, überein. Die Herausmodellierung von Mund- und Hinterende, die Streckung des Kernes kehrt nicht bloß wieder, sondern überall taucht auch der Blepharoplast in gleicher Funktion auf. Das geht aus den Arbeiten von Ikeno, Webber, Belajeff, Strasburger, Shaw und von anderen hinreichend hervor und darüber herrscht auch Übereinstimmung, nur bezüglich der Herkunft des Blepharoplasten ist man nicht einig. Die meisten Autoren, Belajeff an der Spitze, glauben, der Blepharoplast sei ein spezifisch entwickeltes resp. umgebildetes Centrosoma, Strasburger dagegen und ebenso Mottier halten den Blepharoplasten für ein Organ sui generis, das von den Centrosomen ganz unabhängig sei. Diese Auffassung steht im engsten Zusammenhang mit der Annahme, daß die Blepharoplasten sich von dem geißelbildenden Kinoplasma der Algenschwärmer herleiten, das wir bei Oedogonium, Cladophora usw. beschrieben haben. Ob das richtig sei, läßt sich hier kaum entscheiden. Immerhin ist eine weitgehende Ähnlichkeit aller dieser Gebilde kaum zu leugnen.

Die Spermatozoiden gelangen dadurch ins Wasser, daß die Schilder sich voneinander lösen, so werden die spermatogenen Fäden frei und entlassen dann durch Aufquellen der Wand die männlichen Schwärmer.

Die Eiknospen der Characeen (Fig. 286, *5*, 282, *A*) besitzen in der Mitte ein großes, längliches Oogonium mit mäßig dicker Membran, das von der eigentlichen Eizelle ganz ausgefüllt wird. Das Oogon wird von fünf schraubig gewundenen Schläuchen (*schl*) umhüllt, die unten aus einem Knoten entspringen und oben über dem Oogonium zusammenneigen. Jeder Hüllschlauch endet bei Chara (Fig. 282, *A*, *c*) mit einer, bei Nitella (Fig. 286, *3 kr*) mit zwei meist kurzen Zellen, sie bilden zusammen das sog. Krönchen.

Dies zur vorläufigen Orientierung. Verfolgen wir die Entwicklung, so gleicht die erste Anlage einer Eiknospe einem dreizelligen Sprößchen (Fig. 286, *1*). Die Endzelle (*e*) derselben wird zur Eizelle resp. zum Oogon, die dritte Zelle von oben bildet ohne weitere Teilungen den Stiel, der bei Chara (Fig. 282, *B*) kaum, bei Nitella wenigstens später ziemlich deutlich in die Erscheinung tritt. Der Stiel ist einem Internodium vergleichbar, dann entspricht die über ihm stehende (zweite) Zelle einem Knoten, und tatsächlich teilt sie sich auch in eine zentrale und fünf periphere Zellen (Fig. 286, *1*, *2*). Letztere wölben sich vor und wachsen zu den Hüllschläuchen aus (Fig. 286, *3*). Diese sind nur in den jüngsten Stadien einzellig; sehr zeitig werden durch eine resp. zwei Querwände die Krönchenzellen abgeschnitten (Fig. 286, *3*) und man kann oft sehen, daß die eigentlichen Hüllschläuche zunächst kaum länger sind als die Krönchenzellen. Während nun erstere relativ klein bleiben, strecken sich die letzteren ganz erheblich und heben das Krönchen empor. Sie umstehen anfangs noch das Oogonium wie gerade Palissaden, später aber krümmen sie sich alle gleichsinnig schraubenförmig. Die anfangs schwachen Windungen (Fig. 286, *5*) werden später so stark, daß die Eiknospe einem mit Tauen gleichmäßig umwickelten Körper gleicht.

Während dieser Zeit ist das Oogonium nicht bloß ungemein angeschwollen, es hat auch große Mengen von Reservestoffen (besonders Stärke) gespeichert und zudem an seinem Scheitel eine Ansammlung farblosen, feinkörnigen Plasmas erhalten, die von Stärke ganz frei ist. Das ist der Empfängnisfleck.

Soweit verhalten sich die verschiedenen Characeengattungen übereinstimmend; im Innern der Oogonien aber spielen sich bei Chara und Nitella etwas verschiedene Prozesse ab.

Schon AL. BRAUN beschrieb an der Basis der Oogonien von Nitella drei sukzessive entstehende Zellen (Fig. 286, *5 w*), die er Wendungszellen nannte, und GOEBEL zeigte, daß dieselben schon sehr früh in der durch Fig. 286, *2—4* gegebenen Reihenfolge entwickelt werden. Die älteren Angaben von AL. BRAUN und GOETZ treffen kaum zu.

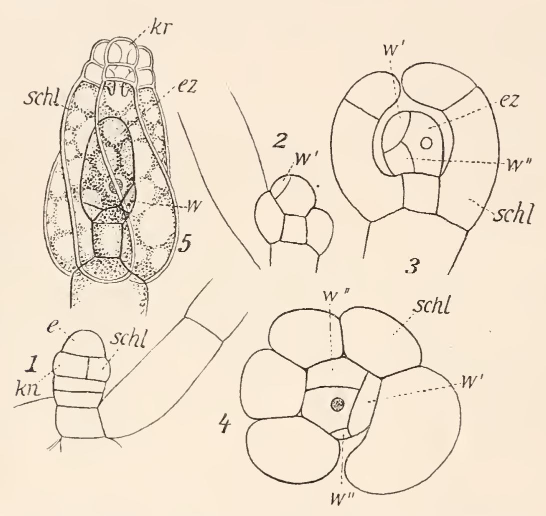


Fig. 286. *Nitella* n. SACHS u. GOEBEL. *1—3* junge Oogonien im Längsschnitt. *4* dasselbe im Querschnitt. *5* etwas älteres Oogon von der Seite gesehen. *e* resp. *ez* Eizelle. *schl* Hüllschläuche. *kr* Krönchen. *kn* Knoten. *w*, *w'*, *w''* Wendezellen.

Die erste Wand, welche Wendungszelle 1 (*w'* Fig. 286) liefert, ist eine Längswand, wenn sie auch ein wenig uhrglasartig und schräg gestellt ist; die zweite Wand, welche *w''* Fig. 286, *3* produziert, wird man nach dem oben genannten Bilde für eine Längswand halten; allein der Querschnitt (Fig. 286, *4*) ruft Bedenken wach, weil die fragliche Wand auf ihm an zwei Stellen zum Vorschein kommt (*w''* oben und *w''* unten). Allein GOEBEL glaubt doch, daß eine — allerdings stark verschobene Längswand vorliege. Ich verweise auf seine Ausführungen. Wendezelle 3 wird dann durch eine Wand gebildet, die ungefähr der punktierten Linie *w''* in Fig. 286, *3* entspricht, und danach ist sie ohne Zweifel eine Querwand.

Gibt man GOEBEL in der Bezeichnung der drei aufeinander folgenden Wände als Längs- und Querwände recht, was freilich nicht unbedingt nötig ist, so wird man auch seiner weiteren Annahme zustimmen, wonach jene

drei Wände den ersten drei Teilungen im Antheridium entsprechen, welche die Oktanten liefern. Antheridium und Oogonium wären, wie schon Celakowski betonte, homolog, und im letzteren wäre nur ein Oktant fertil, die übrigen erschienen schon zur Zeit ihrer Entstehung reduziert.

Von Goetz wurden die Wendungszellen als Andeutungen dafür angesehen, daß das Oogon einst eine aus vielen Zellen zusammengesetzte Wand besaß, daß das Ganze eine Art Archegonium war, von dessen Wand nur noch spärliche Reste übrig sind. Die Sache läßt sich aber momentan nicht erweisen.

Bei Chara finden wir nur eine einzige Wendungszelle, und die wird einfach durch eine Querwand an der Basis des Oogons abgeschnitten.

Bei der Eireife sind an dem Eikern der Chara Besonderheiten nicht zu erkennen. Auch eine Reduktionsteilung an dieser Stelle konnte weder durch Goetz, noch durch Debski, noch durch Öhlkers nachgewiesen werden. Das letztere gilt auch für Nitella. Das Ei hat also dieselbe Chromosomenzahl wie die ganze Pflanze. Bei Nitella fand Goetz im Oogon neben dem Eikern einen zweiten, kleineren, der später, soweit man sieht, aufgelöst wird. Seine Entstehung konnte leider nicht mit genügender Sicherheit verfolgt werden.

Schon die älteren Autoren und neuerdings Ernst haben allerlei Mißbildungen der Eiknöspchen bei Charen und Nitellen beschrieben. Wir finden da ganz abnorme Teilung der Oogoniumanlage, besondere Ausgestaltung der Wendezellen auf der einen, Entwicklung von spermatogenen Fäden im den Eiknospen auf der anderen Seite. Dazu kommt eventuell eine Isolierung der Oogoniumhüllschläuche usw. Demnach können äußerst bunte Bilder entstehen. Vorläufig bieten aber diese an sich interessanten Monstrositäten, soweit ich sehe, noch keine ausreichende Handhabe zur Klärung prinzipieller morphologischer Fragen.

Befruchtung. Wir erwähnten oben kurz, daß die Hüllschläuche über dem Scheitel des Oogoniums zusammenschließen; die Sache ist aber etwas komplizierter, als es nach jener Notiz schien. de Bary zeigte nämlich, daß die Hüllschläuche an ihrem apikalen Ende (unter dem Krönchen) etwas aufschwellen. Dadurch legen sie sich an jener Stelle nicht bloß seitlich fest zusammen, sodern schieben sich auch gegen die Mitte derart vor, daß nur ein enger Kanal zwischen ihnen frei bleibt. Der Kanal freilich ist nur ganz kurz; er erweitert sich nach oben gegen das Krönchen nicht unerheblich und ebenso gegen die Spitze des Oogoniums. Est ist also hier ein Raum vorhanden, der mit einer Sanduhr verglichen werden mag. Dieser ist zunächst völlig geschlossen, weil die Zellen des Krönchens so fest zusammenliegen, daß kein Spalt zwischen ihnen bleibt. Die Spermatozoiden aber müssen hinein, falls überhaupt eine Befruchtung Platz greifen soll. Es wird aber auch ein Weg geschaffen; denn unmittelbar unter dem Krönchen weichen die Hüllfäden seitlich auseinander und öffnen damit Spalten, in welche ein Einschlüpfen möglich ist. In anderen Fällen zerreißen die Hüllfäden dicht unter der Krone.

Die herbeieilenden Spermatozoiden dringen nun, wie de Bary konstatierte, durch die so oder so geschaffene Öffnung ein, gelangen erst in den oberen, später in den unteren Raum der „Sanduhr" und erreichen dann den Empfängnisfleck des Eies, weil inzwischen die Membran des Oogoniums, welche ihn bedeckte, in dünnen Schleim umgewandelt wurde.

Goetz und Öhlkers fanden, daß ein Spermatozoid eindringt. Der Eikern liegt ganz an der Basis des Oogons, und so wandert der Spermakern durch das ganze Ei hindurch auf diesen zu, um mit ihm zu verschmelzen.

Ist das geschehen, so findet eine rückläufige Bewegung statt; der Zygotenkern begibt sich wieder an das Vorderende des Eies in die dichte Plasmamasse, die hier, wie es scheint, dauernd erhalten bleibt.

Inzwischen hat auch die Umgebung des befruchteten Eies (der Zygote) Veränderungen erfahren. Zunächst erhielt dasselbe eine derbe Membran, die anfangs farblos, schließlich gelb bis braun wird. Nach OVERTON handelt es sich hier um die membrana propria des Oogons. Doch dabei bleibt es nicht. Diejenigen Teile der Hüllschläuche, welche der Oosporenwand anliegen, verdicken sich ebenfalls, färben sich braun bis schwarz und verholzen nach DE BARY, nach OVERTON sind sie indessen verkorkt. So entsteht eine feste Schutzwand. Diese kann, je nach der Spezies, glatt sein, kann Poren usw. aufweisen und kann schließlich spiralige Zeichnung besitzen, die genau der Lage der Hüllschläuche entspricht. Letzteres hat seinen Grund darin, daß auch diejenigen Wände der Hüllschläuche, welche sich untereinander berühren, verdickt, verkorkt und gefärbt werden. So werden also schraubig gewundene Leisten der inneren Hüllhaut aufgesetzt.

Während alle jene Veränderungen sich vollziehen, gehen die Chlorophyllkörper der Hüllschläuche in rote Körner über, die zeitweilig das ihrige zur Färbung der Oosporenfrucht beitragen. Später freilich gehen sie, wie überhaupt der Inhalt der Hüllschläuche, verloren, denn die nicht verholzten Außenwände derselben werden zerstört, ebenso das Krönchen usw.

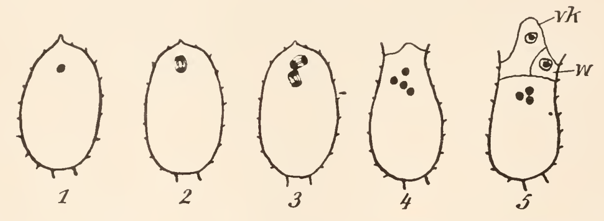


Fig. 287 n. OEHLKERS. *Chara foetida*, Keimung der Zygote. *vk* Anlage des Vorkeims. *w* Wurzel.

Ist die Korkwand der Oospore fertiggestellt, so bildet sich um sie bei vielen Chara-Arten, aber nicht bei allen, auch nicht bei Nitella usw., noch ein Kalkmantel. Der Kalk wird in den Hüllschläuchen abgelagert, wie es scheint erst dann, wenn sie im Absterben begriffen sind; er ist nach MIGULA geschichtet. Das Krönchen verkalkt ebensowenig wie die Stielzelle. Faulen dann die organischen Teile heraus, dann resultiert ein aus schraubigen Stücken aufgebauter Mantel, der an seiner Basis geöffnet ist. So findet man Reste der Charenfrüchte auch im fossilen Zustande.

Die Keimung der Zygote hat DE BARY geschildert, und ÖHLKERS hat die Kernteilungen in derselben untersucht. Soll dieselbe beginnen, so sammelt sich am Vorderende reichlich Plasma, während die Stärkekörner etwas nach rückwärts wandern. Der Kern liegt natürlich vorn im Protoplasma (Fig. 287, *1*). Er teilt sich nun auf mitotischem Wege (Fig. 287, *2*) und dabei kommen etwa 32 Chromosomen zum Vorschein. Das ist die doppelte Zahl der in den vegetativen Zellen vorhandenen, denn bei der untersuchten Chara foetida wurden in diesen 16 gefunden. Nach dem ersten Teilungsschritt wird eine Wand angedeutet, die aber nicht zur Entwicklung kommt. Jetzt folgt eine zweite Teilung (Fig. 287, *3*) und bei dieser sind

nach Öhlkers nur 16 Chromosomen zu zählen. Die Reduktionsteilung liegt also dort, wo sie schon Debski und Strasburger vermutet hatten. Diploid ist nur die Zygote und deren erstes Teilungsprodukt, haploid sind die Vorkeime, die erwachsenen Pflanzen und natürlich auch die Sexualorgane. Jene Angaben gründen sich freilich auf nur zwei Teilungsfiguren, so bedürfen sie noch der Nachprüfung.

Nachdem die Kernteilungen vollendet sind (Fig. 287, *4*) entsteht eine Wand senkrecht zur Längsachse der Zygote und teilt die vordere Plasmakuppe als erste Knotenzelle von dem stärkegefüllten Hauptraum, der Basalzelle (Fig. 287, *5*). Dabei gelangen drei Kerne in die letztere, um später zugrunde zu gehen, während der eine Kern der Knotenzelle natürlich teilungsfähig bleibt. Unter seiner Mitwirkung entsteht eine Längswand (d. h. parallel zur Zygotenachse, Fig. 287, *5*) und diese schafft auf der einen Seite die Anlage des Vorkeims (*vk*), auf der anderen die der Wurzel (*w*). Beide treten auf der schon zeitig gesprengten Oosporenwand hervor und werden zu den oben beschriebenen Gebilden (Fig. 280). Dabei erfährt der junge Vorkeim an seinem Grunde keine weitere Teilung, er streckt sich einfach, die junge Wurzel aber erhält an ihrer Basis durch wiederholte Zerlegung eine Gruppe von drei und später mehr Zellen. Sie stellen einen regelrechten Knoten dar (de Bary, Öhlkers), der in der Hauptsache in der Zygotenhaut stecken bleibt, aber auch seine Zellen als Wurzeln usw. vortreiben kann.

Über die Parthenogenesis der Chara crinita soll in Bd. 3 im Zusammenhang mit anderen Vorkommnissen berichtet werden, vorläufig vgl. man die Arbeiten von Ernst und Winkler.

Verwandtschaft.

Der komplizierte Aufbau des Sproßsystems bei den Charen hat nicht seinesgleichen unter den typischen Chlorophyceen, sie alle sind viel einfacher gebaut, und auch unter Phaeo- wie Rhodophyceen findet sich nichts direkt Vergleichbares. Immerhin werden wir in diesen Gruppen wenigstens Fälle zu verzeichnen haben, in welchen sich „Blätter, Achselsprosse“ usw. in ähnlicher Weise unterscheiden lassen wie bei Chara und bei den höheren Pflanzen. Wir werden unten zeigen, daß die Bezeichnung Blatt usw. für jene Fälle nicht unerläßlich ist; man kommt sehr gut z. B. bei den Rhodomelaceen aus, wenn man von Kurztrieben Langtrieben usw. redet unter der Voraussetzung, daß sich der typische Sproß nach verschiedenen Richtungen hin metamorphosiert hat; das gilt auch für Chara. Trotzdem habe ich im Vorstehenden die übliche Terminologie angewandt, weil sie die bequemere ist.

Ebensowenig wie der Sproßaufbau haben die Fortpflanzungsorgane der Characeen mit denjenigen der Chlorophyceen nennenswerte Ähnlichkeit. Die einzigen Anklänge finden sich bei Coleochaete in der Umhüllung des Oogoniums, und das war für Sachs ein Grund, beide zu seinen Carposporeen zu stellen. Allein de Bary hat darauf hingewiesen, daß diese Zusammenfassung untunlich sei; er betrachtet die Characeen als eine besondere Gruppe, gleichwertig etwa den Fucaceen, Florideen usw. und meint, man könne sie event. durch Vermittlung der Siphoneen mit den Grünalgen verknüpfen. Auch Wille redet von einem Anschluß an die Siphoneen, auch Strasburger.

Allein mit der Zeit scheint mir die Neigung, die Charales von den grünen Algen zu trennen, immer größer geworden zu sein, und ich persönlich teile dieselbe so sehr, daß ich zeitweilig Zweifel hegte, ob ich die

fragliche Gruppe in mein Buch aufnehmen sollte. Ich habe es eigentlich nur getan auf Zureden von Fachgenossen, die anderer Meinung waren, und die mich auch überzeugten. daß diese Meinung vertretbar sei.

Meine Zweifel gründeten sich auf Erwägungen, die seit HOFMEISTERS Zeiten hervorgetreten und besonders durch COHN, PRINGSHEIM, BENNET, VINES, CARUEL, CLAVAUD, GOETZ und manche andere angestellt sind. Solche beziehen sich auf einen Vergleich der Characeen mit den Moosen. Die Sache ging so weit, daß COHN unsere Familie als Phycobrya bezeichnete und sie als niederste Gruppe zu den Bryophyten stellen oder sie doch als Übergangsglied von den Algen zu den Moosen ansehen wollte.

Das Viele, was über diesen Punkt diskutiert worden ist, zu wiederholen, scheint mir unnötig. Ich betone nur weniges. Der Vergleich mit den Moosen hinkt deshalb, weil, wie PRINGSHEIM, BENNET u. a. betont haben, der Generationswechsel jener Gruppe bei den Charen nicht auffindbar ist; der Sporophyt fehlt eben einfach und ist auch kaum in den Entwicklungsgang hineinzudisputieren, wie das VINES u. a. versucht haben.

In den Vorkeimen dagegen ist zweifellos eine Ähnlichkeit zwischen Moosen und Charen gegeben. Allein wenn der Leser sich weiter unten die vielen Jugendstadien der Florideen anschaut, die auch manche Ähnlichkeiten mit denen der Moose aufweisen, so wird er kaum annehmen wollen, daß diese eine Verwandtschaft begründen. Sie sind eine der variablen Formen, unter denen junge Pflanzen erstarken und Substrate von bestimmter Art besiedeln.

Aber die Sexualorgane! Die Hüllschläuche der Oogonien sind sekundäre Bildungen, die für Verwandtschaften nichts beweisen; etwas besonderes sind nur die Wendezellen. Sie fehlen anderen Algen; man könnte sie als Andeutungen einer Archegonbildung ansehen, allein wir zeigten oben schon, daß eine einfachere Deutung dieser Vorgänge mit GOEBEL wenigstens möglich ist. So bleiben nur die Antheridien mit ihrer eigenartigen Spermatozoidbildung; ich wüßte auch gar nichts, was man dem unter grünen, braunen und roten Algen an die Seite stellen könnte, und das ist einer der Hauptgründe, weswegen ich der Vereinigung der Charen mit jenen widerstrebe. Freilich ist das nur etwas Negatives, Positives vermag ich nicht zu bieten, und indem ich hoffe, daß die Zukunft Licht in die recht dunkle Frage bringt, kann ich nur noch betonen, daß mir ein zu enger Anschluß der Charen an die Moose auch nicht einleuchten will. Sie stehen für mich zunächst völlig einsam da.

Literatur.

BARY, A. DE, Keimungsgeschichte der Charen. Bot. Ztg. 1875. 33, 377.

—, Über den Befruchtungsvorgang der Charen. Monatsber. d. K. Akad. d. Wiss., math.-phys. Kl., Berlin 1871.

BENNET, A. W., On the structure and affinities of Characeae. Journ. of bot. 1878, S. 202.

—, A few last words on Chara. Ebenda 1879.

BRAUN, AL., Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Charen. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. in Berlin 1852/53.

—, Characeen. Kryptogamen-Flora von Schlesien, herausg. v. F. COHN, 1876.

—, Fragmente einer Monographie der Characeen. Abh. d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1882.

CARUEL, T., On the place of Characeae in the natural system. Journ. of bot. 1878, S. 258.

CELAKOWSKY, Über die morphologische Bedeutung der sog. Sporensprößchen der Characeen Flora 1878. **61**, 49.

CLAVAUD, M., Sur la place qu'occupent les Characées dans la série végétale. Bull. soc. Linnéenne de Bordeaux. **37**, 4e sér.

COHN, F., Grundzüge einer neuen natürlichen Anordnung der kryptogamischen Pflanzen. Jahresber. d. schles. Ges. f. vaterl. Kultur 1871, S. 33.

Cohn, F., Über mein Thallophytensystem. Ebenda 1879, S. 279.
Debski, B., Weitere Beobachtungen an Chara fragilis Desv. Jahrb. f. wiss. Bot. 1898. 32.
Ernst, Alfr., Über Pseudo-Hermaphroditismus und andere Mißbildungen der Oogonien bei Nitella syncarpa (Thuill.) Kütz. Flora 1901. 88, 1—36.
—, Die Stipularblätter von Nitella hyalina Ag. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich 1904. 49, 1.
—, Experimentelle Erzeugung erblicher Parthenogenesis. Zeitschr. f. ind. Abstammungs- u. Vererbungslehre 1917. 17, 203.
—, Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1918.
Giesenhagen, K., Untersuchungen über die Characeen, H. 1, Marburg 1902. Auch in Flora 1896, 83; 1898, 85.
Goebel, K., Morphologische und biologische Bemerkungen. 11. Homologien in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora 1902. 90, 279.
Goetz, G., Entwicklung der Eiknospe bei den Characeen. Bot. Ztg. 1899. 57.
Johow, Fr., Die Zellkerne von Chara foetida. Ebenda 1881. 39, 729.
Kaiser, O., Über Kernteilung der Characeen. Ebenda 1896. 54, 61.
Kuczewski, Morphologische und biologische Untersuchung an Chara deliculata und bulbillifera A. Br. Beih. z. bot. Zentralbl. 1906. 20, 25.
Kühne, W., Bedeutung des Sauerstoffs für die vitale Bewegung. Zeitschr. f. Biol. 1897, 35, 43; 1898, 36, 1.
Migula, W., Die Characeen. Rabenhorsts Kryptogamenflora 1897. 5.
—, Synopsis Characearum europaearum usw. Auszug aus Rabenhorst. Leipzig 1897.
Müller, A., Beitr. z. Kenntnis d. Chara ceratophylla u. Chara crinita Vall. Diss. Zürich 1907.
Nägeli, C., Über die Rotationsströmung der Charen. Beitr. z. wiss. Botanik 1860. 3, 61.
Mc Nicol, Mary, The bulbils and proembryo of Lamprothamnus alopecuroides Al. Braun. Ann. of Bot 1907. 21, 61.
Nonweiler, J., Morphologische und physiologische Untersuchungen an Chara strigosa Braun. Diss. Zürich 1908.
Nordstedt, O., Några iaktagelser öf Characeernas groning. Lunds Univers. Årsskrifter 1865. 2.
—, De Algis etc. Characeis. Ebenda 1880, 12; 1889, 25.
— u. Wahlstedt, Über die Keimung der Characeen. Flora 1875, S. 94.
Oehlkers, F., Beitrag zur Kenntnis der Kernteilungen bei den Characeen. Ber. d. d. bot. Ges. 1916. 34, 223.
Overton, E., Beiträge zur Histologie und Physiologie der Characeen. Bot. Zentralbl. 1890. 44, 1.
Pringsheim, N., Über die Vorkeime der Charen. Monatsber. d. K. Akad. d. Wiss. zu Berlin, math.-phys. Kl., 1862. Ges. Abh. 1.
—, Über die Vorkeime und die nacktfüßigen Zweige der Charen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1862. 3, Ges. Abh. 1.
Richter, J., Über Reaktionen der Charen auf äußere Einflüsse. Flora 1894. 78, 399.
Sachs, J., Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl., 1874. Auch in Goebel, Grundzüge der Systematik. Leipzig 1882.
Schmitz, Über die Zellkerne der Thallophyten. Sitz.ber. d. niederrhein. Ges. f. Naturw. 1879, S. 345.
Schroeder, H., Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Beih. z. bot. Centralbl. 1904. 16, 269.
Sluiter, C. P., Beiträge zur Kenntnis von Chara contraria und Chara dissoluta A. Braun. Bot. Ztg. 1910. 68, 125—168.
Strasburger, E., Zellbildung und Zellteilung, 3. Aufl.
—, Einiges über Characeen und Amitose. Wiesner Festschrift 1909.
Thuret, G., Sur les anthéridies des Cryptogames. Ann. des sc. nat. bot. 1851, 3e sér 14, 16.
Vines, S. H., Apospory in Characeae. Ann. of bot. 1887/88. 1, 177.
—, The Pro-Embryo of Chara: An essay in morphology. Journ. of bot. 1878, S. 355.
Votava, A., Beiträge zur Kenntnis der Inhaltskörper und der Membran der Characeen. Österr. bot. Zeitschr. 1914, 442.
Winkler, Hans, Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. Jena 1920.
Witt, A., Beitr. z. Kenntnis von Chara ceratophylla W. und Chara crinita Wallr. Diss. Zürich 1906.
Zacharias, Ed., Über Statolithen bei Chara. Ber. d. d. bot. Ges. 1905. 23, 358.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.







